























# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

---

## ABTEILUNG FÜR ANATOMIE UND ONTOGENIE DER TIERE

---

HERAUSGEGEBEN  
VON  
PROF. DR. J. W. SPENGEL  
IN GIESSEN

---

DREIUNDDREISSIGSTER BAND

MIT 39 TAFELN UND 42 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER  
1913

836 (38)

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

2041



# Inhalt.

---

## Erstes Heft.

(Ausgegeben am 23. Februar 1912.)

	Seite
NICK, LUDWIG, Das Kopfskelet von <i>Dermochelys coriacea</i> L. Mit Tafel 1—12 und 16 Abbildungen im Text . . . . .	1

## Zweites Heft.

(Ausgegeben am 7. Mai 1912.)

HOFFMANN, LUDWIG, Zur Kenntnis des Neurocraniums der Pristiden und Pristiophoriden. Mit Tafel 13—24 und 8 Abbildungen im Text . . . . .	239
---	-----

## Drittes Heft.

(Ausgegeben am 11. August 1913.)

MASER, OTTO, Über <i>Balanoglossus carnosus</i> (WILLEY) und eine ihm nahestehende, neue Art von Neucaledonien. Mit Tafel 25—29	361
VÖLKER, HEINRICH, Über das Stamm-, Gliedmaßen- und Haut- skelet von <i>Dermochelys coriacea</i> L. Mit Tafel 30—33 und 3 Abbildungen im Text . . . . .	431

## Viertes Heft.

(Ausgegeben am 28. November 1913.)

SCHEURING, LUDWIG, Die Augen der Arachnoideen. Mit Tafel 34 bis 39 und 15 Abbildungen im Text . . . . .	545
--	-----

---





Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Das Kopfskelet von *Dermochelys coriacea* L.

Von

Ludwig Nick.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Gießen.)

Mit Tafel 1–12 und 16 Abbildungen im Text.

## Inhalt.

	Seite
Vorwort . . . . .	4
I. Einführung . . . . .	4—16
Zur Literatur über Oecologie von <i>Dermochelys</i> etc. . . . .	4
Nomenklatur . . . . .	5
Zwei Arten von <i>Dermochelys</i> ? . . . .	5
Literatur über Anatomie und Morphologie von <i>Dermochelys</i> . . . . .	6
Literatur über die systematische Stellung von <i>Dermochelys</i> . . . . .	7
Notwendigkeit einer eingehenden Bearbeitung des Kopfskelets . . . . .	11
Material für die Untersuchung . . . . .	12
Maße der Schädel . . . . .	14
II. Der Knochenschädel von <i>Dermochelys coriacea</i> . . . . .	16—73
Literatur zum Schädel . . . . .	16
Äußere Gestalt des Schädels . . . . .	17
Condylus occipitalis . . . . .	20
Basioccipitale . . . . .	20
Exoccipitale . . . . .	21
Supraoccipitale . . . . .	24
Opisthoticum . . . . .	26
Prooticum . . . . .	29
Parasphenoid . . . . .	33
Basisphenoid . . . . .	39
Pterygoid . . . . .	41

	Seite
(Epipterygoid) . . . . .	46
Quadratum . . . . .	47
Columella auris . . . . .	48
Quadratojugale . . . . .	49
Squamosum . . . . .	51
Parietale . . . . .	52
Temporaldach der Embryonen . . . . .	53
Postfrontale . . . . .	54
Jugale . . . . .	54
Frontale . . . . .	55
Praefrontale . . . . .	56
(Nasale) . . . . .	57
Maxillare . . . . .	58
(Lacrimale) . . . . .	59
Intermaxillare . . . . .	60
Vomer . . . . .	61
Palatinum . . . . .	62
Phylogenie des Munddaches von <i>Dermochelys</i> . . . . .	63
Unterkiefer . . . . .	65
Scleroticalring . . . . .	68
Zungenbein . . . . .	68
Entoglossum von <i>Dermochelys</i> . . . . .	71
Zur Ontogenie des Entoglossums von <i>Chelydra</i> und <i>Emys</i> . . . . .	71
III. Das Chondrocranium von <i>Dermochelys coriacea</i> , verglichen mit dem von <i>Chelonia midas</i> und <i>Chelydra serpentina</i> . . . . .	73—169
Literatur, Material, Einleitung . . . . .	73
Die Basalplatte . . . . .	77
bei den reifen Embryonen . . . . .	77
Knorpelreste bei den Erwachsenen . . . . .	81
Regio occipitalis . . . . .	84
Regio otica . . . . .	85
Ohrkapsel von außen . . . . .	86
Ausbildung des Innern der Ohrkapsel . . . . .	96
Verknöcherung . . . . .	99
Columella auris . . . . .	101
Tectum cranii . . . . .	101
Regio orbitalis . . . . .	104
Hintere Orbitalregion . . . . .	105
Dorsum sellae . . . . .	105
Trabeculae und Intertrabecula . . . . .	106
Septum interorbitale . . . . .	114
Seitenwände . . . . .	117
Cavum epiptericum . . . . .	122
Vordere Orbitalregion . . . . .	125
Septum interorbitale . . . . .	125
Plana suprasedalia . . . . .	126
Übergang von der Orbitalregion zur Ethmoidalregion . . . . .	127



	Seite
Durchbrechungen im Septum interorbitale . . . .	129
Durchbrechungen in den Plana suprasedalia . . . .	129
Regio ethmoidalis . . . . .	130
Lumen und Weichteile . . . . .	131
<i>Chelydra</i> . . . . .	131
<i>Chelonia</i> . . . . .	137
<i>Dermochelys</i> . . . . .	142
Knorpelkapsel . . . . .	145
Septum nasi . . . . .	145
<i>Chelonia</i> . . . . .	145
<i>Dermochelys</i> . . . . .	148
<i>Chelydra</i> . . . . .	149
Solum nasi . . . . .	151
<i>Chelonia</i> . . . . .	151
<i>Dermochelys</i> . . . . .	152
<i>Chelydra</i> . . . . .	154
Pars parasedalis . . . . .	154
Paries nasi . . . . .	156
<i>Chelonia</i> . . . . .	156
<i>Dermochelys</i> . . . . .	159
<i>Chelydra</i> . . . . .	161
Tectum nasi . . . . .	163
<i>Chelonia</i> . . . . .	163
<i>Dermochelys</i> . . . . .	163
<i>Chelydra</i> . . . . .	164
Planum antorbitale . . . . .	164
<i>Chelonia</i> . . . . .	164
<i>Dermochelys</i> . . . . .	164
<i>Chelydra</i> . . . . .	165
Palatoquadratbogen . . . . .	165
Quadratum . . . . .	166
Cartilago Meckelii . . . . .	168

IV. Allgemeine Übersicht der Besonderheiten des *Dermochelys*-Schädels gegenüber dem von *Chelonia* und *Chelydra* . 169—182

    Merkmale im knöchernen Schädel . . . . . 169

    Merkmale im Chondrocranium . . . . . 177

V. Zur systematischen Stellung von *Dermochelys coriacea* . 183—214

    Einführung . . . . . 183

    Konvergenzen und Divergenzen von geringerer Bedeutung . 184

    Beziehungen zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* . . . . 190

    Beziehungen zwischen *Dermochelys* und *Chelydra* . . . . 200

    Unterschiede zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* . . . . 203

    Schlußfolgerungen . . . . . 206

VI. Ergebnisse von allgemeinerem Interesse . . . . . 212

VII. Literaturverzeichnis . . . . . 215

    Erklärung der Zeichen in allen Figuren . . . . . 225

    Tafelerklärungen . . . . . 233

## Vorwort.

Vorliegende Arbeit enthält die Ergebnisse einer Untersuchung, die von Oktober 1908 bis Januar 1911 im Zoologischen Institute der Universität Gießen ausgeführt wurde und die das Kopfskelet der in vieler Hinsicht sehr interessanten Lederschildkröte, *Dermochelys coriacea* L., betrifft. Ermöglicht wurde mir die Durchführung meiner Aufgabe nur durch das im Verhältnis zur Seltenheit des Tieres überaus reichliche Material, das mir zur Verfügung stand, und es drängt mich, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. SPENGLER auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen und herzlichen Dank auszusprechen dafür, daß er sich keine Mühe verdrießen ließ, mir die sehr wertvollen Stücke von überall her zu beschaffen, und daß er meiner Arbeit stets sein Interesse bewies. Ebenso bin ich Herrn Privatdozenten Dr. VERSLUYS zu Danke verpflichtet, der mir das Thema vorschlug und mich in dasselbe einführte und mir immer mit Rat und Tat zur Seite stand. Durch Überlassung von Material von *Dermochelys* haben mich weiter unterstützt die Herren: Prof. Dr. K. LAMPERT in Stuttgart, Prof. Dr. M. WEBER in Amsterdam, Dr. JENTINK in Leyden, Prof. Dr. KRAEPELIN in Hamburg und Prof. Dr. BRAUN in Königsberg. Ferner hat mir Herr Prof. Dr. B. HENNEBERG in Gießen einen Schädel von *Macroclermys temminckii* zur Verfügung gestellt, und einen Schädel der gleichen Art aus der Sammlung der technischen Hochschule in Darmstadt erlaubte mir Herr Prof. Dr. Th. LIST zu besichtigen. Ein vollständiges Spiritusexemplar von *Chelydra serpentina* wurde mir von dem Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M. überlassen.

Allen Genannten sei für die lebenswürdige Förderung meiner Untersuchung herzlichst gedankt.

## I. Einführung.

Einer der merkwürdigsten Vertreter des an eigenartig ausgeprägten Gestalten nicht armen Reptilienreiches ist unstreitig die Lederschildkröte, *Dermochelys coriacea* L.

Obwohl „Schildkröte“, fehlt *Dermochelys* gerade deren charakteristisches Merkmal, der feste, mit dem Skelet verbundene, mehr oder minder vollständige Knochenpanzer; an seiner Stelle findet man nur einen dorsalen, aus dünnen Knochenplättchen bestehenden Mosaikpanzer, der einer mehr oberflächlichen Schicht des Coriums entstammt. Durch seine riesige Größe <sup>1)</sup>

1) Das größte in der Literatur angeführte Exemplar dürfte ein 1755



ist das Tier seit alter Zeit aufgefallen; wenn wir G. RONDELET (1554), dem wir die erste eingehendere Beschreibung und kenntliche Abbildung verdanken, Glauben schenken dürfen, kannten schon ARISTOTELES und andere Autoren des Altertums die Lederschildkröte. RONDELET selbst waren bereits mehrere Vorkommen an der Küste des Mittelmeeres bekannt. Dann trifft man erst wieder in der wissenschaftlichen Literatur des 18. Jahrhunderts auf Angaben, die sich hauptsächlich auf Funde an den europäischen, aber auch an außereuropäischen Küsten beziehen, so 1729 von DE LA FONT, 1757 von ZANOTTI, 1761 von VANDELLIUS, 1765 von FOUGEROUX, 1771 von PENNANT<sup>1)</sup>, 1778 von AMOUREUX, 1783 von SCHNEIDER, 1786 von MOLINA, 1786 von POIRET, 1788 von SCHÖPE; spätere Vorkommen aus dem Anfange des 19. Jahrhunderts zitieren CH. L. BONAPARTE 1832, A. STRAUCH 1865 und viele andere. STRAUCH konnte 1865 nach dem vorhandenen Materiale über das Vorkommen der Lederschildkröte feststellen, daß sie alle tropischen Meere bewohnt und, wie namentlich die älteren Angaben beweisen, auch in gemäßigte Breiten verschlagen wird. Alle neueren Funde haben gezeigt, daß diese Angaben über die geographische Verbreitung der Lederschildkröte zutreffen; Zitate darüber findet man u. a. bei S. GARMAN (1884a), bei G. A. BOULENGER (1889) und für die neueste Zeit bei F. SIEBENROCK (1909).

Was die wissenschaftliche Benennung anlangt, so hat G. BAUR (1887 b) endgültig festgestellt, daß nur die Bezeichnung *Dermochelys* (BLAINVILLE 1816) *coriacea* L. nach den Nomenklaturregeln Berechtigung hat, denn *Dermochelys* ist auch sprachlich nicht zu beanstanden, wie BAUR zeigt, und alle übrigen Bezeichnungen, namentlich das häufig, neuerdings wieder von FUCHS (1910) gebrauchte Synonym *Sphargis* (MERREM 1820), sind zu verwerfen.

Ich möchte hier auch kurz auf die Frage eingehen, ob wir in der Gattung *Dermochelys* 1 oder 2 Arten anzunehmen haben. Zum ersten Male hat CH. A. LESUEUR in CUVIER's Règne animal (in der 2. Auflage 1829) 2 Arten aufgestellt. Er unterscheidet die aus dem Mittelmeere bekannten Exemplare der „*Testudo* (*Sphargis*) *coriacea*“ von denen aus dem Weltmeere, den Vertretern der „*T. (Sph.) atlantica*“. Wodurch sich beide Arten unterscheiden, wird bei CUVIER nicht gesagt; eine darauf bezügliche Notiz LESUEUR's ist mir nicht bekannt geworden. Diese Unterscheidung wurde von keinem der späteren Autoren wieder aufgenommen. Dann hat S. GARMAN (1884a) wieder 2 Arten angegeben, aber ebensowenig begründet wie früher LESUEUR. „Certain respects“ (p. 294) führten ihn dazu, eine *Sphargis* var. *schlegelii* als die im Stillen und Indischen Ozean

im Porto di Nettuno bei Rom gefangenes Männchen sein, das nachher nach Bologna kam und verschiedentlich (von A. S. PICCOLOMINI 1755, A. BIAGI, ZANOTTI 1757, C. RANZANI 1834, A. ALESSANDRINI 1834 und 1838) bearbeitet wurde; nach ALESSANDRINI (1838) hatte es eine Gesamtlänge von 2,23 m.

1) Die Arbeit PENNANT's war mir im Original nicht zugänglich, wohl aber sein Brief über den gleichen Gegenstand (PENNANT 1778).

lebende Form von der atlantischen *Sphargis coriacea* abzutrennen. Eine Liste der nordamerikanischen Reptilien und Batrachier von GARMAN aus demselben Jahre (1884b, p. 6) führt „*Dermatochelys schlegelii*“ bereits als Art neben *coriacea* an, ohne auf eine Charakterisierung einzugehen. Eine *Sphargis angusta* aus dem Stillen Ozean, von der chilenischen Küste, beschreibt R. A. PHILIPPI (1899) und gibt auch eine Umrißzeichnung von ihr. Diese *Sphargis angusta* wird von GARMAN in einer späteren Arbeit (1908) mit der zuerst (1884a) nur als *Sphargis var. schlegelii*, dann (1884b) als *Dermatochelys schlegelii* angeführten Form identifiziert. *Sphargis angusta* PHILIPPI unterscheidet sich von *Dermochelys coriacea*, wie sie z. B. die schöne Abbildung von SCHLEGEL (1839) zeigt, auf den ersten Blick durch eine im ganzen schlankere Form bei kurzem Hals und sehr gestreckten Vorder- und Hinterflossen und vor allem durch die sehr auffallende Gestalt des Schwanzes. Während letzterer bei SCHLEGEL's Exemplare und einem Stück, das mir vorliegt (s. S. 13), ganz unter dem zugespitzten Hinterende des Rückenpanzers verschwindet, ragt er hier auf der Abbildung PHILIPPI's breit seitlich und nach hinten über das Rückenschild hinaus. Jüngere, eben dem Ei entschlüpfte Tiere zeigen in diesem Punkte ein mittleres Verhalten. — Beim Durchstöbern der älteren Arbeiten fand ich nun bei C. RANZANI (1834) eine Abbildung, die PHILIPPI nicht bekannt war und die eine *Dermochelys coriacea* darstellt in einem Umriß, der dem seiner *Sphargis angusta* auf das Haar gleicht. Von dem Exemplare RANZANI's, dem erwähnten großen Bologneser Stücke, ist es bekannt, daß es sich um ein Männchen handelte; das mir vorliegende Exemplar mit dem kurzen Schwanz ist ein (nicht geschlechtsreifes) Weibchen; das Geschlecht von PHILIPPI's Exemplar wird nicht mitgeteilt. So liegt die Vermutung nahe, daß wir es mit einem Geschlechtsdimorphismus bei *Dermochelys* zu tun haben und daß die *angusta*-Form nichts weiter ist als die männliche Form.<sup>1)</sup> Daß dieser Dimorphismus nicht schon länger bekannt ist, könnte seine Erklärung einfach darin finden, daß Weibchen bei den Schildkröten allgemein viel häufiger auftreten als Männchen, so daß bei der seltenen *Dermochelys* fast nur die ersteren beschrieben und abgebildet wurden, während die wahrscheinlich einzige Abbildung eines Männchens in einer schwerer zugänglichen Zeitschrift leicht übersehen werden konnte. Daß *Sphargis angusta* PHILIPPI mit *Dermochelys coriacea* identisch sei, dahin äußert sich auch BOULENGER 1899. STEJNEGER (1907) stellt es ebenfalls noch dahin, ob in *Sph. angusta* eine neue Art vorliegt.

Mehr als bloße Beschreibungen des Aussehens von *Dermochelys* und Fundortsangaben gibt ALESSANDRINI, indem er 1834 das Zungenbein des großen Bologneser Exemplares bearbeitete und 1838 die wesentlichen Tatsachen aus der Anatomie angibt.<sup>2)</sup> Es findet sich darin eine Bemerkung, daß schon A. BIAGI vor ALESSANDRINI eine Dissertation mit 2 Tafeln

1) Daß sich auch bei anderen Schildkröten die Männchen von den Weibchen äußerlich durch den langen Schwanz unterscheiden, bemerkt bereits RÜTIMEYER (1873, p. 40, 42).

2) Der Aufsatz ALESSANDRINI's aus dem Jahre 1838 lag mir nur im Referate (in: Isis 1843, p. 540, 541) vor.



über die Anatomie von *Dermochelys* herausgegeben habe; diese Arbeit war mir indes nicht zugänglich. 1839 hat SCHLEGEL einiges über das Skelet und die Anatomie von *Dermochelys* mitgeteilt. Weiteres über die Anatomie enthält ein kurzer Aufsatz von J. H. RATHKE (1846), in dem auf Besonderheiten der Luft- und Speiseröhre und des Magens hingewiesen wird. Auch in seiner Entwicklungsgeschichte der Schildkröten (1848) gibt RATHKE einiges über die Eingeweide und das Skelet eines reifen Embryos von *Dermochelys* an. Eine umfassende und eingehende Beschreibung des ganzen Skelets verdanken wir P. Gervais (1872), der auch zuerst größere Unterschiede gegenüber der auf den ersten Blick sehr ähnelnden *Chelonia* (abgesehen natürlich vom Carapax) konstatiert. Weiter finden sich anatomische Notizen bei J. H. SEARS (1886), der eine wohl zum ersten Male kurze Zeit in Gefangenschaft gehaltene *Dermochelys* beschreibt. Über den Verdauungsapparat und die Art der Ernährung gibt L. VAILLANT (1896) in einer kleinen Arbeit Auskunft. — R. H. BURNE (1905) hat fast die ganze Muskulatur und den größten Teil der Eingeweide von *Dermochelys* eingehend durchforscht.

Über die systematische Stellung von *Dermochelys* entbrannte lange Zeit ein heftiger Streit, und auch noch heute ist keine Einigung darüber erzielt, wenn sich auch die Meinungen nicht mehr so schroff gegenüberstehen wie in den 80er und 90er Jahren des vergangenen Jahrhunderts. Gewöhnlich wurde *Dermochelys* früher mit den übrigen Seeschildkröten zu einer Gruppe mehr oder weniger eng zusammengeschlossen,<sup>1)</sup> bis E. D. COPE 1870 die Athecae mit nur einem rezenten Vertreter, *Dermochelys*, als gleichwertige Gruppe neben Cryptodira und Pleurodira stellte, eine Auffassung, die er in seinen darauffolgenden Arbeiten (1872 und 1875 a) beibehielt. 1873, p. 649 gibt er einen Stammbaum, der seine Auffassung bestimmter kennzeichnet. Danach sind die Dermochelyden ein direkter Seitenzweig aus der unbekannten gemeinsamen Wurzel des Schildkrötenstammes, während aus einem zweiten Zweige die Cheloniiden durch Vermittlung der in dem vorhergehenden Jahre (1872) von ihm beschriebenen *Protostega* (aus der mittleren Kreide von Kansas) hervorgingen.<sup>2)</sup>

VAILLANT stellt 1877 *Dermochelys*, die er für sehr spezialisiert hält (p. 55), wieder näher zu den Cheloniiden und mit diesen zusammen als „Chelonina“ neben die „Trionychida“ und „Testudinida“.

Dagegen isoliert SEELEY (1880) die Dermochelyidae wieder von seinen 2 anderen Hauptgruppen der Schildkröten.

---

1) Näheres darüber findet sich bei G. BAUR 1889 a, p. 155ff.; der historische Überblick wird hier bis 1889 durchgeführt und von CASE (1898, p. 21 u. 22) bis auf das Jahr 1898 ergänzt. Ich brauche deshalb hier nur die Hauptpunkte in den Anschauungen aus dieser Zeit hervorzuheben.

2) 1872, p. 432 nähert COPE *Protostega* noch mehr den Dermochelyiden; allerdings sei sie in einigen Punkten den Cheloniiden genähert, während sie nach dem Stammbaume (1873) nur zu den Cheloniiden direkte Beziehungen hat.

P. J. VAN BENEDEN (1883), der eine *Dermochelyde* aus dem belgischen Oligocän beschreibt, hält *Dermochelys* wohl für eine typische Schildkröte, vermißt aber jede Beziehung zu andern Ordnungen und sieht in ihr und den Trionychiden archaische Typen, die Licht werfen könnten auf die dunkle Stammesgeschichte der Schildkröten: „Les reptiles, dont les Chéloniens se rapprochent les plus, ce sont les Crocodiles et c'est par le *Dermatochelys*, puis par le *Trionyx* que le passage des uns aux autres s'établit“ (p. 680).

1886 übernimmt L. DOLLO COPE's Einteilung, geht aber weiter als dieser in der Absonderung der Athecae von den anderen Schildkröten, indem er (p. 79) letztere in ihrer Gesamtheit als Thecophora den Athecae entgegenstellt. Beide große Gruppen treffen erst in einer hypothetischen Urform, dem Typ der „Euchéloniens“, zusammen. Eine nähere Verwandtschaft der primitiven Athecae mit einem spezialisierten Zweige der Thecophora wie den Cheloniiden ist damit ausgeschlossen.

Gegen diese Auffassung wendet sich G. BAUR (1886a). Die *Dermochelyden* sind nach ihm die am meisten dem Wasserleben angepaßten und daher spezialisiertesten Cheloniiden.

A. SMITH-WOODWARD (1887) schließt sich wiederum an DOLLO an.

Dieser selbst sucht 1888 BAUR mit stichhaltigen Einwänden zu widerlegen und behauptet nach wie vor, Athecae und Thecophora seien voneinander ganz unabhängig, wenn auch von monophyletischer Abstammung (p. 95).

BAUR antwortet darauf in demselben Jahre (1888a und 1888b), an seiner alten Meinung festhaltend.

G. A. BOULENGER wendet sich 1888 gegen BAUR, wobei er zum ersten Male wichtige Details des Schädels als Gründe gegen eine engere Verwandtschaft ins Feld führt, während man bis dahin in der Hauptsache seine Schlüsse aus dem Verhalten des Panzers zog, der außer dem erwähnten Mosaik auch noch Teile eines Thecophorenpanzers enthält; von dem Skelet hatte man bis dahin den Kopf am wenigsten berücksichtigt. Auch in den Katalog des Britischen Museums (1889) hat BOULENGER das System DOLLO's übernommen und mit A. C. GÜNTHER zusammen in die *Encyclopaedia Britannica*; STRAUCH (1890) hat sich ebenfalls an DOLLO angeschlossen.

Die von DOLLO und BOULENGER vertretene Auffassung bekämpft ein größerer, nur die systematische Stellung von *Dermochelys* behandelnder Aufsatz BAUR's (1889 a, b), in der alle von jenen beiden angeführten Tatsachen, die zugunsten einer Abtrennung von *Dermochelys* sprechen, auf Spezialisierung zurückgeführt werden sollen. BAUR (p. 191) kommt zu dem Schlusse, daß *Dermochelys* nur von „wahren Thecophoren, und zwar von Pinnaten, abstammen kann“, und in einer phylogenetischen Reihe werden die Cheloniiden unter den Ahnen der *Dermochelyden* aufgeführt, zu denen *Protostega* und *Protosphargis* [letztere von CAPELLINI 1884 (und 1898) aus der oberen Kreide Italiens beschrieben] überleiten sollen.

COPE, der 1870 als erster die Athecae abtrennte, will 1891 einen Mittelweg zwischen BAUR einerseits und DOLLO und BOULENGER andererseits einschlagen: „We do not now give as high a rank to the Athecae as does BOULENGER, nor would we abolish the suborder, as is proposed

by BAUR, but have adopted an intermediate course“ (p. 813). Diese Ansicht vertritt er anscheinend auch 1898, wo er die Atheken als Familie aufführt neben Trionychiden, Cryptodiren und Pleurodiren.

L. VAILLANT schließt sich in einem Versuch über die Klassifikation der Schildkröten 1894 BAUR's Ansichten an (p. 341).

Auch W. DAMES (1894), der den Schädel der oberoligocänen *Pseudosphargis ingens*, einer typischen *Dermochelyde*, beschreibt, meint nach einem Befunde am Schädel der Ansicht BAUR's beipflichten zu müssen (p. 17). Wir werden darauf zurückzukommen haben.

Demgegenüber will E. HAECKEL in seiner Systematischen Phylogenie (1895, Vol. 3, p. 325) in *Dermochelys* den letzten lebenden Überrest der mesozoischen Stammgruppe der Schildkröten sehen.

VAN BEMMELEN (1895) glaubte zuerst, BAUR beitreten zu können (p. 324, Anm.), modifizierte aber, durch BOULENGER auf die Unterschiede im Schädelbau zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* aufmerksam gemacht, seine Meinung, wenn er auch *Dermochelys* nicht für eine ursprüngliche Schildkröte hält. Eigene Beobachtungen am Schädel von *Dermochelys* (1896) führten ihn zu dem Schlusse, daß *Dermochelys* nicht ganz von den Cheloniiden zu trennen ist, denn alle Besonderheiten am Schädel von *Dermochelys* hätten sich durch Reduktion aus Zuständen am *Chelonia*-Schädel entwickelt. „Da nun aber die Anpassung an das Meeresleben bei *Dermochelys* viel tiefer greifende Umänderungen verursacht hat als bei *Chelonia*, so sieht man sich zu der Annahme genötigt, daß *Dermochelys* in viel früherer Periode der Erdgeschichte sich dem Meere zugewendet habe. Es ließe sich aber denken, daß die nämliche Gattung von Landschildkröten zu wiederholten Malen Bewohner an das Meer abgegeben hätte, die ihre gemeinsame Abstammung noch in einigen Merkmalen verraten“ (p. 284). Mit dieser Annahme nähert sich VAN BEMMELEN DOLLO's Auffassung, denn Formen wie die Cheloniiden, Meeresschildkröten, sind dadurch aus dem Stammbaume von *Dermochelys* ausgeschaltet.

BAUR (1896) bekämpft die Ausführungen VAN BEMMELEN's über die Phylogenie der Schildkröten. Was den Schädel von *Dermochelys* anlangt, so verweist er auf CASE (1898), dessen Untersuchungen über *Protostega* einen Beweis für seine Meinung erbrächten (p. 562).

E. C. CASE (1898) kommt im Anschluß an eine genaue Bearbeitung von *Protostega*, jenem Fossil aus der mittleren Kreide, in der bereits COPE (1872) eine Form sah, die Merkmale von *Dermochelys* und *Chelonia* in sich vereinigt, und nach Durchprüfung des ganzen vorliegenden Materials zu dem Schluß, daß *Chelonia* und *Dermochelys* in einer aus Kreide und Eocän bekannten Form, *Lytoloma*, zusammenlaufen, daß also die Athecae, wie BAUR will, von Thecophoren abstammen, die zugleich die direkten Stammformen der Cheloniiden sind, aber auch, daß eine Trennung beider Äste schon relativ früh eingetreten ist und jede Gruppe ihren eignen Weg ging.

O. P. HAY (1898) nimmt DOLLO's Auffassung wieder auf und will *Dermochelys* abgetrennt haben. Er geht dabei von der durch verschiedene Tatsachen gestützten Anschauung aus, daß der oberflächliche Dermalpanzer primitiv sei und allen ursprünglichen Landschildkröten zukäme, während



Carapax und Plastron jüngere Bildungen seien. Die Urformen der Schildkröten hätten beiderlei Panzerung übereinander gehabt, die tiefere mehr oder weniger vollständig. Der Ast der Dermochelyden ging früh zum Seeleben über. Durch Einflüsse der Lebensweise blieb der alte Dermalpanzer erhalten, während der tiefliegende Knochenpanzer reduziert wurde. Bei den übrigen wurde unter dem Einflusse des Landlebens der Dermalpanzer rückgebildet und der andere verstärkt. — HAY hält seine Ansicht von der isolierten Stellung von *Dermochelys* 1908 noch aufrecht.

A. GOETTE (1899), der die Entwicklung des Carapax der Schildkröten untersucht, kommt zu dem Resultate, daß danach die Atheken den Thecophoren direkt vorausgegangen seien.

1901 erscheint eine Arbeit DOLLO's „Sur l'origine de la tortue Luth“, worin er sein altes Thema wieder aufnimmt, aber jetzt mit ganz veränderten Ansichten. „*Dermochelys* descend d'une tortue thécophore!“ (p. 3). Die Atheken haben sich, wie Befunde an der rezenten *Dermochelys* und an ihren fossilen Verwandten beweisen, aus einer Thecophore des littoralen Lebensbezirkes (mit Carapax und Plastron und ohne den dermalen Mosaikpanzer) über eine pelagische Thecophore, die ihren Panzer fast ganz verlor, und über eine wieder ins Littoral zurückgekehrte Atheke, die den Mosaikpanzer neu erwarb, durch Rückkehr zum pelagischen Leben zu ihrer heutigen Gestalt entwickelt. Und die Cheloniiden muß man als die Formen ansehen, die heute noch, durch die pelagische Lebensweise freilich etwas modifiziert, den Typ der alten littoralen Thecophore, von der *Dermochelys* und die heutige *Chelonia* abstammen, repräsentieren. Damit hat DOLLO (p. 20) BAUR's Ansicht in ihren wesentlichen Punkten angenommen. GOETTE's Ausführungen werden von ihm widerlegt (p. 17 bis 20). Ein weiterer Ausbau von DOLLO's jetziger Ansicht ist in „L'évolution des Cheloniens marins“ 1903, gegeben. Aber trotz seinen veränderten phylogenetischen Anschauungen glaubt DOLLO (1903, p. 61) systematisch die Abtrennung der Atheken von allen übrigen Schildkröten aufrecht erhalten zu dürfen, im Hinblick auf die außerordentlich weitgehende Spezialisierung von *Dermochelys*, namentlich was den Carapax anlangt.

Nach der Untersuchung eines Embryos von *Dermochelys*, über deren Resultate aber keine Einzelheiten mitgeteilt werden, nimmt O. JAECKEL (1902, p. 136) mit CASE, BAUR und DOLLO an, daß *Dermochelys* eine spezialisierte Cheloniide ist.

Ebenso schließt sich WIELAND (1902) in einer Klassifikation der Meeresschildkröten an BAUR an, indem er Cheloniiden und Dermochelyden in einer Superfamilie der Cryptodira, Cheloniodea, vereinigt.

Dieselbe Auffassung haben FRAAS (1902) und RABL (1903, 1910). Auch SIEBENROCK verfährt so in seiner neuen Synopsis der rezenten Schildkröten (1909). — Durch diese Zusammenstellung geht, selbst wenn sie phylogenetisch berechtigt sein sollte, die große Kluft zwischen den beiden rezenten Familien, die durch die fossilen Formen anscheinend überbrückt ist, verloren, andererseits aber wird für diesen Fall *Dermochelys* durch DOLLO's System von 1903 zu sehr in Gegensatz zu allen übrigen Schildkröten gebracht.

Auf Grund sehr auffallender Differenzen in der Sphenoidregion zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* spricht sich VERSLUYS (1909, p. 289) gegen eine engere Verwandtschaft der beiden Schildkrötenfamilien aus.

WIELAND (1909) behält zwar in der „Revision of the Protostegidae“ die „Chelonioidea“ (*Chelonidae*, *Protostegidae*, *Desmatochelyidae*, *Toxochelyidae* und *Dermochelyidae*) bei, bemerkt aber (p. 102), daß sie sich zweifellos unabhängig voneinander dem Meeresleben angepaßt hätten, wie dies schon VAN BEMMELEN für *Dermochelys* und *Chelonia* vermutet.

Überblickt man den heutigen Stand der Frage nach der systematischen Stellung von *Dermochelys*, so zeigt sich eben, daß noch kein endgültiges Resultat gewonnen ist. Im allgemeinen hat man die ganz extremen Standpunkte (*Dermochelys* habe mit keiner lebenden Schildkröte etwas zu tun, oder *Dermochelys* stehe in engster Beziehung zu den Cheloniden und sei deren jüngster Abkömmling) verlassen und sich der Anschauung zugewandt, daß die Entwicklungsreihen der Dermochelyden und Cheloniden irgendwo im Schildkrötenstamme zusammentreffen. Nur bleibt dabei noch die Frage, wie früh sich beide im Laufe der Entwicklung getrennt haben und was von den gemeinsamen Merkmalen, die beide aufweisen, auf Konvergenz infolge gleicher Lebensweise zurückzuführen und was als Erbteil von einem gemeinsamen Vorfahren anzusehen ist. Daneben haben neuerdings HAY und VERSLUYS die Möglichkeit wieder in Betracht gezogen, daß Beziehungen gerade zu den Cheloniden nicht bestehen. Möglicherweise sind dann Anknüpfungspunkte an eine andere Schildkrötenfamilie zu suchen.

Eine diphyletische Entstehung der rezenten Schildkröten in der Weise, daß *Dermochelys* ein Abkömmling sei von Formen, die die typische Testudinatenorganisation noch nicht erreicht hätten, ist von der Hand zu weisen, da *Dermochelys* trotz aller ihrer Besonderheiten doch viel zu sehr Schildkröte ist, und auch die fossilen Dermochelyden sprechen dagegen, da sie sich alle den Thecophoren mehr zu nähern scheinen als die rezente *Dermochelys*.

Wenn eine Form wie *Dermochelys* derartig für phylogenetische Betrachtungen herangezogen wird, so müßte man eigentlich annehmen, daß ihre gesamte Morphologie sehr eingehend erforscht wäre. Aber gerade das Gegenteil ist der Fall. Außer den schon angeführten verhältnismäßig spärlichen Angaben über die Anatomie und das Skelet von *Dermochelys* (abgesehen von der eingehendern Arbeit R. H. BURNE'S) liegen nur gelegentliche Notizen vor. Einmal kommt das durch die Schwierigkeit, das seltene Material zur Untersuchung zu beschaffen, sodann aber wurde fast ausschließlich mit dem Verhalten des Panzers gearbeitet, weil er durch seine Eigenart am ehesten und genauesten bekannt wurde, auch bei den Fossilien meist erhalten war und so Vergleiche ermöglichte.

Über das Kopfskelet hat der ganze Streit um die systematische Stellung von *Dermochelys* einige sehr wichtige neue Einzelheiten zutage gefördert (BOULENGER 1888, VAN BEMMELEN 1896, DOLLO 1903, VERSLUYS 1909), aber was den ganzen Schädel anbetraf, so hatte sich seine Kenntnis seit der Beschreibung GERVAIS' (1872), die nur das wiedergibt, was man von außen daran wahrnimmt, und auch Unrichtigkeiten enthält,

nicht viel gehoben, und so kam es, daß DAMES (1874) die alten Bezeichnungen für einzelne Schädelknochen, die heute größtenteils als unzutreffend verworfen sind, für die Beschreibung seiner *Pseudosphargis ingens* auf den Tafeln beibehalten mußte, um einen besseren Vergleich mit GERVAIS' Abbildungen zu ermöglichen, daß F. SIEBENROCK in seiner umfassenden Arbeit über das Kopfskelet der Schildkröten (1897) nur dürftige Notizen über diesen so bemerkenswerten Vertreter der Gruppe geben konnte und daß H. FUCHS (1907), durch einen Fehler in GERVAIS' Zeichnungen getäuscht, zu falschen Deutungen über das Verhalten des Gaumens bei *Dermochelys* geführt wurde.

Diese Lücke in unserer Kenntnis der Morphologie des Kopfskelets der Schildkröten soll vorliegende Arbeit ausfüllen, gewissermaßen als Ergänzung zu SIEBENROCK's Arbeiten auf diesem Gebiete (1897, 1898). Dann aber hat es sich gerade bei *Dermochelys* als unumgänglich nötig erwiesen, auch das Knorpelskelet mit in den Bereich der Betrachtung zu ziehen, da es auch noch bei den Erwachsenen einen sehr wesentlichen Teil des Kopfskelets ausmacht. Da hierüber bei Schildkröten so gut wie nichts bekannt ist, mußte dieses Kapitel aus wachsen und auch das Chondrocranium der Cheloniiden genau bearbeitet werden, damit ein eingehender Vergleich beider Formen möglich war und aus diesem ein Beitrag zur Frage einer etwaigen näheren Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* geliefert werden konnte. Eine solche darf man aber nicht, wie der heutige Stand der Systematik zeigt, ohne weiteres voraussetzen, und so war es rätlich, eine dritte Form daneben zu untersuchen, um festzustellen, inwieweit allen Schildkröten gemeinsame Merkmale, namentlich was das Chondrocranium anbetrifft, bei *Dermochelys* und *Chelonia* vorhanden sind und was wirklich als spezielle Ähnlichkeit aufzufassen ist. Als sehr geeignet mußten dazu Chelydriden erscheinen, die für primitiv gehalten werden. Wenn dies auch nirgends direkt ausgesprochen wird, so zeigt doch die Stellung, die die Systematiker *Chelydra* gegeben haben, daß sie als ursprüngliche Form gilt (BOULENGER 1889, SIEBENROCK 1897, 1909), und auch Befunde am Gaumen sprechen dafür (DOLLO 1903, FUCHS 1907).

Beifolgend gebe ich eine kurze Beschreibung des bei der Untersuchung des Kopfskelets von *Dermochelys* benutzten Materiales; es standen mir zur Verfügung:

I. Ein vollständiger Schädel von *Dermochelys* mit Zungenbein (1873 von F. KRAUSS erwähnt),

II. Ein Schädeldach von *Dermochelys*, beide Stücke aus dem Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart, durch Herrn Prof. Dr. K. LAMPERT.

III. Ein fast vollständiger Schädel von *Dermochelys* aus der Sibogamuseum, derselbe, an dem VERSLUYS ein Parasphenoid feststellte (1906) und beschrieb (1909), durch Herrn Prof. Dr. M. WEBER in Amsterdam.

IV. Ein vollständiger Schädel von *Dermochelys*, 1839 durch SCHLEGEL und 1896 durch VAN BEMMELEN abgebildet und beschrieben,

V. Ein vollständiger, sehr großer Schädel von *Dermochelys*,

VI. Ein kleineres, unvollständiges Schädeldach von *Dermochelys*;



IV.—VI. stammen aus dem niederländischen Reichsmuseum in Leyden, durch Herrn Dir. Dr. JENTINK.

Weiter stand mir zur Verfügung:

VII. Ein vollständiger Kopf von *Dermochelys* mit allen Weichteilen von 22 cm Länge, von einem vollständigen, in Formol konservierten Exemplare aus Japan, das Herr Prof. Dr. SPENGLER für meine Untersuchung von Mr. ALAN OWSTON in Yokohama angekauft hat. Das Tier hat 1,50 m Gesamtlänge und ist ein nicht geschlechtsreifes Weibchen.

Ferner:

A. Eine soeben aus dem Ei gekommene junge *Dermochelys* („ein reifer Embryo“) aus dem Kgl. Naturalienkabinett in Stuttgart, durch Herrn Prof. Dr. K. LAMPERT.

B. Ein ebensolches Exemplar aus dem Naturhistorischen Museum in Hamburg, durch Herrn Prof. Dr. K. KRAEPELIN.

C. Ein ebensolches Exemplar aus der Sammlung des Zoologischen Museums in Königsberg, eines der beiden von RATHKE 1848 erwähnten Stücke, durch Herrn Prof. Dr. BRAUN.

Letzteres Stück wurde nicht zur Untersuchung herangezogen.

Weiter untersuchte ich mehrere vollständige, einen median durchsägten und einen gesprengten Schädel von *Chelonia midas* aus der Sammlung des Gießener Zoologischen Instituts, und ebendaher hatte ich einen reifen Embryo derselben Art; sodann konnte ich auch von *Chelonia midas* einen vollständigen, median durchschnittenen Kopf von 14 cm Länge, Eigentum des Herrn Dr. J. VERSLUYS, bearbeiten.

Von Chelydriden stand mir ein vollständiger, vorzüglich erhaltener Kopf von *Chelydra serpentina* (von 9 cm Länge) zur Verfügung, der von einem in Alkohol konservierten Exemplare (Länge des Carapax 23 cm) aus der Sammlung des Senckenbergischen Museums in Frankfurt a. M. stammt. Einige reife Embryonen derselben Art, von denen einer zur Verwendung kam, besorgte mir Herr Prof. SPENGLER aus Madison Wis. U. S. A. (von ALBERT ALLEN, The Mendota Embryological Supply Station). — An trockenem Schädelmaterial von Chelydriden hatte ich für meine Untersuchungen einen gesprengten Schädel von *Chelydra serpentina* (7,5 cm lang) aus der Sammlung des hiesigen Zoologischen Instituts und einen ganzen Schädel (16,5 cm) von *Macrolemmys temminckii* aus dem Besitze des Herrn Prosektors der Anatomie Prof. Dr. B. HENNEBERG in Gießen; einen Schädel derselben Art aus der Sammlung der technischen Hochschule in Darmstadt konnte ich durch Erlaubnis des Herrn Prof. Dr. TH. LIST während der Weihnachtsferien 1908 besichtigen.

Der Kürze halber behalte ich die Bezeichnungen I—VII für die Schädel und den ganzen Kopf von *Dermochelys* während der Ausführung bei und A und B für die untersuchten reifen Embryonen von *Dermochelys*.

Die Detailuntersuchung der ausgewachsenen Schädel wurde mir dadurch ermöglicht, daß sich Schädel III und IV vollständig in ihre Elemente zerlegen ließen. Der vollständige Kopf VII und der Kopf des halberwachsenen Exemplares von *Chelydra* wurden ähnlich wie das erwähnte *Chelonia*-Präparat des Herrn Dr. VERSLUYS der Länge nach durchsägt, etwas rechts von der Mediane, so daß alle unpaaren medianen

Skeletteile völlig erhalten blieben und zugleich ein genaues Studium der Wände des Cavum cranii möglich war (nach geringer Präparation). Bei *Dermochelys* VII waren leider das Gehirn und ein Teil der übrigen Weichteile des Kopfes zerfallen, da das Konservierungsmittel offenbar nicht genügend eingedrungen war; doch ließen sich Nervenaustrittsstellen etc. durch den Vergleich mit dem in den Proportionen ähnlichen *Chelonia*-Köpfe, wo alle Weichteile sehr gut erhalten waren, und mit den Embryonen A und B von *Dermochelys* leicht identifizieren. Der Kopf von *Chelydra* war im Gegensatze zu *Dermochelys* in allen Weichteilen ganz vorzüglich erhalten.

Die Köpfe der reifen Embryonen A und B des *Chelonia*-Embryos und eines *Chelydra*-Embryos wurden zum Studium ihrer Skeletteile in Querschnittserien (Schnitte von 50—70  $\mu$  Dicke) zerlegt. Die Einbettung in Photoxylin, die sich für den zuerst geschnittenen Kopf von *Chelonia* gut bewährte, glückte leider bei *Dermochelys* A nicht in gleicher Weise, indem trotz vorsichtigsten Vorgehens namentlich die Muskulatur nicht von der Einbettungsmasse durchtränkt wurde, so daß bei A einige wichtige Schnitte teilweise verloren gingen, weshalb noch ein zweiter Kopf, B, querschnittsen wurde, der auch erst nach mehrfacher Umbettung eine ganz vollständige Serie lieferte. Der wesentlich kleinere Kopf von *Chelydra* ergab sofort eine sehr gute Serie. Die Photoxylinchnitte wurden nach OLT (1906 in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 26, p. 323—328) aufgeklebt und mit BÜHMER-HANSEN'schem Hämatoxylin (HANSEN 1895 in: Zool. Anz., Jg. 18, p. 158—160) gefärbt; die damit erreichte Differenzierung machte eine Doppelfärbung überflüssig.

Auf die Befunde an diesen Serien stützen sich alle Angaben über die Lage von Weichteilen in den erwachsenen Schädeln, soweit sie nicht an den durchsägten Köpfen von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* direkt wahrgenommen werden konnten.

Die Abbildungen nach meinen Objekten wurden mit Hilfe der Apparate des hiesigen Zoologischen Instituts gewonnen. Die Schädel und ihre Teile sind in den angegebenen Vergrößerungen mit einem GOERZ'schen Lynkeioskop photographisch aufgenommen; die Ansichten von den durchsägten Köpfen sind in ihren Umrissen vermittlels eines Zeichenapparats (WINKEL, Göttingen) gewonnen, und für die Anfertigung der Schnittbilder und zeichnerischen Rekonstruktionen leistete mir der neue WINKEL'sche Projektionszeichenapparat nach EDINGER vorzügliche Dienste.

Da die Schädel in ihren Proportionen große Variabilität zeigen, gebe ich in der folgenden Tabelle eine Anzahl Maße (in mm), die diese Inkonstanz deutlich machen sollen (s. S. 15 u. 16).

Die Lücken und unbestimmten Angaben in der Tabelle erklären sich daraus, daß II und VI nur aus einem Schädeldach bestehen (VI sehr unvollständig), daß bei III die Intermaxillaria und das rechte Präfrontale fehlt, daß V nicht ganz von Bindegewebe befreit ist und bei IV die Pterygoide vorn beschädigt sind (17).

	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
1. Länge, in der Mediane vom Supraoccipitale bis zum Vorderende der Intermaxillaria auf einen Spiegel projiziert und als Gerade gemessen	235	250	248	266	286	—
2. Breite, an der breitesten Stelle zwischen den nach außen gerichteten Fortsätzen des Squamosums, wie 1., gemessen	205	221	215	233	227	—
3. Länge des Gaumens, von dem Hinterrande des Basisoccipitale bis zur Mediannaht der Intermaxillaria vorn, als gerade Strecke gemessen	214	—	(210—220)	220	222	—
4. Länge über die obere Schädelkurve, median vom Vorderende der Intermaxillaria bis zum Hinterende des Supraoccipitale mit dem Meßband gemessen	280	285	(310—320)	315	340	—
5. Länge der medianen Parietalnaht (oben), mit dem Zirkel abgestochen	126	128	133	144	152	112
6. Länge der medianen Frontalnaht (oben) mit dem Zirkel abgestochen	66	69	80	82	95 (etwa)	65
7. Entfernung der Orbita vom Hinterrande (Grenze zwischen Jugale und Postfrontale im Hinterrande der Orbita bis zum Hinterrande des Squamosums in gleicher Höhe, mit dem Zirkel abgestochen)	rechts 127 links 122	130  125	140  140	142  149	157  149	104  106
8. Größte Länge der Orbita (in ihrem untern Drittel, mit dem Lineal gemessen)	rechts 76 links 74	75  75	80  83	90  87	(85 etwa)  (80—85)	—  —
9. Größte Höhe der Orbita (von der Grenze zwischen Prä- und Postfrontale im Oberrande der Orbita nach unten, mit dem Lineal gemessen)	rechts 60 links 58	60  62	(60?)  65	73  73	(63)  (66)	—  —
10. Entfernung der Partes articulares des Quadratus voneinander (innen, mit dem Lineal gemessen)	110	—	114	140	130	—
11. Höhe des Schädels von dem untersten Ende der Pars articularis des Quadratus bis zur oberen Fläche der Parietalia, wie 1. und 2. gemessen	150	—	155	168	157	—
12. Entfernung des Hinterendes des Supraoccipitale vom Unterrande der Condylusfläche des Basisoccipitale, mit dem Zirkel abgestochen	75	—	74	100	92	—
13. Entfernung der von Maxillare mit Intermaxillare gebildeten „Hauer“, voneinander mit dem Lineal gemessen	40	41	43	38	60	—
14. Länge des Parasphenoids, median, mit dem Zirkel abgestochen	60	—	60	66	73	—



	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.
15. Breite des Parasphenoids auf der Hälfte der Länge in der Mitte	31	—	47	34	41	—
16. Breite des auf der Gaumenseite sichtbaren Teiles des Pterygoids in der Fortsetzung der in 15. gemessenen Linie; so ziemlich die geringste Breite; mit dem Lineal gemessen	rechts 11 links 11	—	9 3—4	15 14	11 11	— —
17. Länge der medianen Pterygoidnaht vor dem Parasphenoid; auf der Gaumenseite, mit dem Lineal gemessen	28	—	19	—	17	—
18. Größte Höhe des Foramen magnum; mit dem Zirkel abgestochen	35	—	35	38	30	—
19. Größte Breite des Foramen magnum; mit dem Zirkel abgestochen	23	—	28	25	20	—

## II. Der Knochenschädel von *Dermochelys coriacea* L.

Die älteste Darstellung des Schädels von *Dermochelys* finden wir auf den Tafeln zu WAGLER's Natürlichem System der Amphibien (1830). Unter einer Serie von Zeichnungen, die den reifen Embryo und sein Skelet darstellen, erblickt man Außenansichten des Schädels von allen Seiten, ferner Ansichten des Zungenbeins, des weichen Gaumens, des Unterkiefers etc.

Den Schädel der erwachsenen *Dermochelys* hat SCHLEGEL (1838) zum ersten Male in SIEBOLD's Fauna japonica in groben Zügen beschrieben sowie von oben und von der Seite abgebildet.

Zwei mit WAGLER's Abbildungen verglichen sehr dürftige Ansichten des Schädels eines reifen Embryos von der Seite und von unten nebst dem Unterkiefer gibt J. E. GRAY (1869).

Die eingehendste Behandlung des ganzen Skelets von *Dermochelys* verdanken wir GERVAIS (1872). In der „Ostéologie du Sphargis Luth“ beschreibt er kurz die meisten Schädelknochen und illustriert sie durch detaillierte Gesamtansichten des Schädels. Außerdem gibt er Abbildungen vom Schädel eines reifen Embryos.

Von BOULENGER (1889) haben wir in „Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum“ Übersichtszeichnungen des ausgewachsenen Schädels. BOULENGER's Text hebt namentlich die systematischen Unterschiede gegenüber *Chelonia* hervor.

Im gleichen Jahre (1889a, p. 18<sup>4</sup>) macht BAUR einige Notizen über den Schädel von *Dermochelys*, die auf Unterschiede und Ähnlichkeiten gegenüber *Chelonia* hinweisen und seine Ansichten über die systematische Stellung der *Dermochelys* erhärten sollen (s. S. 8).

Hauptsächlich Bezug auf die systematische Stellung der *Dermochelys* hat auch die kurze Abhandlung VAN BEMMELN's (1896b), der den auch von SCHLEGEL bearbeiteten Schädel zur Verfügung hat und hier auf ver-

schiedene Besonderheiten aufmerksam macht. Zwei Illustrationen des Schädels nach Photographien neben ebensolchen von *Chelonia* vervollständigen die Arbeit, der eine kurze holländische Mitteilung (1896 a) vorausging, in der wesentlich auf dieselben Punkte hingewiesen wird.

SIEBENROCK (1897) war es für seine umfassende Untersuchung des Kopfskelets der Schildkröten nicht vergönnt, selbst einen *Dermochelys*-Schädel untersuchen zu können. Seine Angaben über diesen stützen sich nur auf die vorausgegangene Literatur. — Im Folgenden bin ich für den Knochenschädel SIEBENROCK's Terminologie in der Hauptsache gefolgt. Auch finden sich bei ihm ausführlichere Angaben über die Schädel der Cheloniiden und Chelydriden, so daß ich bei Vergleichen in meinem Text nur kurz auf die Zustände bei diesen Schildkröten hinzuweisen brauche.

In seiner im gleichen Jahre wie SIEBENROCK's Arbeit veröffentlichten Abhandlung über *Protostega* bringt CASE einige Beobachtungen über den Schädel von *Dermochelys*, die sich bei dem Vergleich letzterer mit jener fossilen Schildkröte aus der Kansaskreide ergeben.

1903 (p. 30) teilt DOLLO eine für die Phylogenie bedeutsame Beobachtung am Gaumen des Schädels mit.

Eine kurze Zusammenfassung aller wichtigen, bisher bekannten Kennzeichen des *Dermochelys*-Skelets gibt O. P. HAY 1908 (p. 14—16).

Auf einen bei *Dermochelys* auffallend entwickelten Deckknochen, das Parasphenoid, dessen Vorkommen bei Schildkröten überhaupt erst 1905 von GAUPP (in: Anat. Anz., Vol. 27, p. 301) konstatiert wurde, macht VERSLUYS (1906) aufmerksam. Eine ausführlichere Darstellung der hierbei auftretenden besonderen Verhältnisse mit Abbildungen des Parasphenoids hat er 1909 gegeben.

Die Parasphenoidnatur des in Frage kommenden Knochenteils bei *Dermochelys* wird von FUCHS (1910) bezweifelt, auf Grund der Zustände, die die Schädelbasis bei *Chelonia* zeigt.

FUCHS' hypothetische Deutungen werden von VERSLUYS (1910) zurückgewiesen.

Der Schädel von *Dermochelys coriacea* gehört ebenso wie die Schädel der Cheloniiden zu GAUPP's stegocrotaphem Typus. Hauptsächlich durch die fast gleiche Ausdehnung des Schläfendachs hat er mit diesen auf den ersten Blick eine große Ähnlichkeit in den Umrissen wie in der äußern Form gemein, die noch erhöht wird durch die gleiche Zahl der Elemente und deren wesentlich gleiche Anordnung. Jedoch laufen die Konturen des Schädels von *Dermochelys* in der Längsrichtung nach vorn mehr konisch zu als bei dem *Chelonia*-Schädel; auch fallen, von außen gesehen, die charakteristischen hauerartigen Vorsprünge der Maxillaria sowie die eigenartige Ausbildung des Quadratojugales bei *Dermochelys* gegenüber *Chelonia* sofort auf; dazu das Fehlen der bei *Chelonia* so mächtig ausgebildeten Supraoccipital-crista. Die Orbitae bei *Dermochelys* sind ebenfalls sehr groß, jedoch

im Verhältnis zur Längenausdehnung des Schädels etwas kleiner als bei *Chelonia*, was namentlich bei dem großem Leydener Schädel (V) auffällt. Die äußere knöcherne Nasenöffnung wäre nach BOULENGER (1889, p. 8) ganz auf der Oberfläche des Schädels gelegen, während BAUR (1889 b, p. 618) an 2 Schädeln von *Dermochelys* konstatiert, daß die äußere Nasenöffnung zwar nach vorn oben gerichtet ist, aber nicht oben liegt. Nach den mir vorliegenden Schädeln kann man sagen, daß die äußere Nasenöffnung am Schädel individuell Schwankungen unterworfen ist. Die Abbildung von BOULENGER zeigt eine ziemlich auf der Oberseite des Schädels gelegene Nasenöffnung, und eine ähnliche weist Schädel IV auf; aber bei allen anderen mir zur Verfügung stehenden Schädeln ist die Öffnung entschieden sowohl vorwärts wie aufwärts gerichtet, was von der mehr oder weniger steilen Stellung ihres von Praefrontale und Processus praefrontalis des Maxillares gebildeten äußeren Randes abhängig ist; immerhin bleibt die Stellung der äußeren knöchernen Nasenöffnung bei *Dermochelys* sehr verschieden von der der Cheloniiden und Chelydriden, wo sie fast vertikal steht und nur nach vorn geöffnet ist.

Über die Struktur der Schädelknochen von *Dermochelys coriacea* hat schon SCHLEGEL bemerkt, daß der Knochen fasriger („plus fibreux“) sei als bei irgendeiner anderen Schildkröte; sie seien mit Porositäten geradezu überladen und hätten infolgedessen geringes spezifisches Gewicht und geringe Festigkeit; das schwammige Gewebe sei mit öligem Fette ganz durchtränkt und dadurch Cetaceenknochen ähnlich. Auf diese Ähnlichkeit weist auch VAN BEMMELN (1896, p. 282) hin; sie mache sich auch dadurch geltend, daß „der Knochen in der Ausbreitung und Dicke reduziert“ sei „in derselben Weise wie z. B. diejenigen der Cetaceen, welche, soweit sie nicht gänzlich fehlen, plattenförmig geworden sind“. Die starke Porosität und Schwammigkeit der Knochen, die auf GERVAIS' und sehr deutlich auf SCHLEGEL's Abbildungen zum Ausdruck kommt, ist bei allen meinen Schädeln zu bemerken, jedoch individuell verschieden. Während sie der von SCHLEGEL abgebildete Schädel IV sowie III und V sehr ausgeprägt zeigen, tritt sie im Verhältnis zu diesen bei den beiden Stuttgarter Schädeln etwas zurück. Zu den eigentlichen Poren, durch die Gefäße in und aus den Knochen führen, kommen zahlreiche Rillen und kleine Einbuchtungen, auf der Oberseite in meist strahliger Anordnung, durch die die Lederhaut fester an den Knochen gebunden ist. Bei den Embryonen zeigen die Deckknochen noch einen ziemlich lockern Aufbau. Derbe Knochenlamellen umgrenzen große Mark-



räume. Die Verknöcherung scheint recht langsam vor sich zu gehen. So weist der kleine Schädel VI noch einen außerordentlich schwammigen Knochen auf. Auch die Ausgestaltung der einzelnen Knochen wird nur langsam vervollständigt. Bloß bei dem großen Schädel V ist eine völlige Abgrenzung des Foramen jugulare posterius erreicht, während dieses Foramen bei allen übrigen Schädeln mehr oder weniger in die Fenestra postotica klafft (s. S. 23). Sehr reichliche Fettreste enthalten die Knochen des Schädels II, und auch bei I sind solche noch bemerkbar. Was SCHLEGEL und VAN BEMMELEN über die dünne, plattige Ausbildung der Schädelknochen bei *Dermochelys* sagen, ist größtenteils nicht zutreffend.<sup>1)</sup>

Die Knochen des ausgewachsenen Schädels von *Dermochelys* sind im Verhältnis zu seiner Größe durchaus nicht schwächer als bei irgendeiner anderen Schildkröte. Daß die Deckknochen des Schläfendaches ausgedehnter und im Vergleich mit anderen Schildkröten plattiger erscheinen, liegt wohl daran, daß bei *Dermochelys* das Temporaldach weiter nach hinten reicht als bei allen andern stegocrotaphen Schildkrötenschädeln, wo die Supraoccipitalcrista und das Squamosum weiter nach hinten gehen und so den Eindruck eines großen, plattig ausgebildeten Temporaldaches etwas verwischen. Dazu kommt, daß die Knochen des Temporaldaches und auch der Schädelbasis überall mit ihren Rändern schuppenförmig auf größere Flächen hin übereinandergreifen, wovon bei der Beschreibung der einzelnen Knochen noch eingehender die Rede sein wird. Dadurch wird einmal eine Festigkeit erreicht, wie sie bei der Verbindung zweier Knochen durch eine gewöhnliche Naht nie zustande kommt, zumal die Knochenschuppen durch ineinanderpassende Rillen und Wülste sowie kleinere ineinandergreifende Fortsätze und Knochenlamellen noch fester zusammengeheftet werden; andererseits wird aber auch die absolute Dicke der Knochendecke an den betreffenden Stellen meist etwas erhöht.

Geht man zu einer eingehenden Betrachtung des Schädels von *Dermochelys* über, so fällt zunächst die individuelle Verschiedenheit in der Ausbildung des ganzen Schädels sowohl wie seiner Teile sehr

---

1) Am wenigsten freilich das, was KÖSTLIN (1844, p. 303) gelegentlich behauptet, daß nämlich der ganze Kopf überhaupt nicht verknöchere, sondern nur eine knorplig häutige Masse in der Form des Chelonierschädels auftrete; ähnliches gibt ALESSANDRINI (1838) von dem übrigen Skelet an, während nach ihm der Kopf sehr hart ist. KÖSTLIN's Irrtum wurde bereits von RATHKE (1848, p. 50) berichtigt.

auf.<sup>1)</sup> Die Möglichkeit, daß die Gattung *Dermochelys* in 2 Arten auftritt, wie sie ja verschiedentlich ausgesprochen wurde, wird dabei durch keinerlei am Schädel konstant auftretende Merkmale wahrscheinlich gemacht. Noch mehr als diese Inkonstanz bei den Individuen setzt eine Asymmetrie beider Hälften des Schädels in Erstaunen, die bei allen mir vorliegenden Schädeln mehr oder minder vorhanden ist, in der Umgrenzung der Knochen und namentlich in der Ausbildung charakteristischer Knochenteile, wie am Basisphenoid und Pterygoid, wovon noch zu reden sein wird.

Wenn man die Betrachtung der Teile des Schädels mit dem Occipitalring beginnt, so ist zunächst auf den *Condylus occipitalis* zu verweisen. Derselbe bleibt beinahe ganz knorpelig (GERVAIS 1872, p. 204), wie aus Taf. 3 Fig. 17 (*kco*) ersichtlich ist und wie es auch bei den anderen größeren mir vorliegenden Schädeln anscheinend der Fall war, da bei diesen macerierten Stücken ein eigentlicher *Condylus* fehlt. Die Verknöcherung geht vom *Basioccipitale* und von den *Exoccipitalia* aus, geschieht also in 3 getrennt bleibenden Knochenmassen (Taf. 1 Fig. 1, 4). Verknöcherte der *Condylus* ganz, so würde dadurch ein typischer dreiteiliger *Condylus* entstehen, wie er bei *Chelonia* gefunden wird. An der verknöcherten Basis des *Condylus* beteiligen sich in erster Linie das *Basioccipitale* und weniger die *Exoccipitalia*. Diese bleiben durch das *Basioccipitale* getrennt, so daß letzteres durch die *Exoccipitalia* nicht von der Umgrenzung des *Foramen magnum* ausgeschlossen wird, wie dies bei *Cheloniiden* oft der Fall ist (vgl. SIEBENROCK 1897, p. 252).

Doch sind diese Teile bei den verschiedenen Exemplaren von *Dermochelys*-Schädeln nicht gleich entwickelt. Die *Condylusfläche* des knöchernen *Basioccipitales* endigt mehr oder weniger weit vorn vor den *Condylusflächen* der *Exoccipitalia* (Taf. 1 Fig. 1), was die größere oder geringere Länge des knöchernen *Condylushalses* bedingt.

Der untere Rand des *Condylusteils* des *Basioccipitales* biegt sich bald nach unten aus, wie bei Schädel I (und bei Gervais 1872. tab. 5, fig. 2), bald verläuft er fast gradlinig, wie bei III u. V, bald biegt er etwas aufwärts ein, wie bei IV. Mitten in die knöcherne *Condylusfläche* bohrt sich bei III, IV und V ein tiefes, bis 7 mm breites und etwas weniger hohes Loch, das bei I völlig

1) Man vergleiche dazu die Tabelle S. 15—16.

fehlt; es beherbergte jedenfalls Reste der Chorda, die durch Knorpel und Verknöcherung nur unvollkommen ersetzt wurden. In der Knorpelkappe auf der knöchernen Condylusbasis bei VII ist keine Spur von diesem Loche vorhanden (Taf. 2 Fig. 12).

Vor dem Condylus occipitalis gibt das Basioccipitale seitlich die nur wenig nach unten gebogenen Tuberculi basioccipitales (SIEBENROCK) (Taf. 1 Fig. 1 u. 4, Taf. 2 Fig. 7, 12, 13 u. 14 *tb*) ab, die kräftig ausgebildet sind. Sie werden durch die untern Flügel des Exoccipitales beiderseits verstärkt, während sich das Pterygoid kaum beteiligt. Mit dem größten Teile seiner oberen Fläche bildet das Basioccipitale den hinteren Boden der Gehirnhöhle im macerierten Schädel; nur in dem hintersten Drittel wird diese Fläche durch das Übergreifen der Exoccipitalia vom Foramen magnum her etwas eingeschränkt. Die vordere breite Fläche wird der Länge nach durch eine kräftige Crista basioccipitalis (Taf. 2 Fig. 13 *cr. bocc*) geteilt, die ihre Fortsetzung in einem gleichen Gebilde des Basisphenoids findet. In dem verschmälerten hinteren Drittel senkt sich die Crista entweder ab, und die Fläche ist völlig glatt, wie bei I, oder der höckerige Knochenkamm bleibt auf gleicher Höhe und füllt den Raum zwischen den Exoccipitalia bis zum Foramen magnum (III, Taf. 2 Fig. 13); dabei kann er wieder etwas flacher werden (IV). Auch können von der Seite her Knochenleisten gegen die mediane Crista vorspringen, so daß fast kurze paarige Kanäle entstehen (V). Eine Erklärung dieser Verhältnisse liefert erst die Betrachtung der Knorpelteile des Schädels, wie wir später sehen werden (S. 79, 84). Seitlich von der vordern, durch die Crista geteilten Oberfläche erhebt sich der Knochen etwas (Taf. 2 Fig. 13) zur Verbindung mit dem Unterrande der Exoccipitalia; davor liegt noch ein Teil des seitlichen oberen Randes des Basioccipitales frei, die untere Grenze für den hinteren Teil der großen Öffnung in der medianen Vestibularwand (Taf. 2 Fig. 7) bildend, die am nicht macerierten Kopfe durch Knorpel geschlossen ist (Taf. 3 Fig. 17 *ko*). Über den lateral davor, etwas tiefer gelegenen vordern seitlichen Ecken der oberen Seite des Basioccipitales liegen Teile der hier dauernd knorpeligen Böden der Ohrkapseln. Eine Verbindung des Basioccipitales mit dem Opisthoticum fehlt wie bei Cheloniiden, während sie nach SIEBENROCK (1897, p. 251) sonst bei den Cryptodiren vorhanden ist.

Das Exoccipitale (Taf. 1 Fig. 1, 4, Taf. 2 Fig. 7, 8, 12 *exocc*) von *Dermochelys* gleicht im großen ganzen dem der Cheloniiden. Es liegt paarig zu beiden Seiten an und über dem Basi-



occipitale und beteiligt sich an der Bildung des Condylus occipitalis und des Foramen magnum. Der größte Teil der Umgrenzung dieses Foramens, das ein vertikal gestelltes Oval bildet und etwa doppelt so hoch wie breit an seiner breitesten Stelle ist, wird von den obern Flügeln des Exoccipitales hergestellt; die Beteiligung des Supraoccipitales, das den oberen Verschuß bildet, ist gering. Außer den oberen Flügeln entsendet das Exoccipitale, von hinten gesehen (Taf. 1 Fig. 4; Taf. 2 Fig. 12), noch zwei weitere, einen seitlich nach außen, der sich an den Processus paroticus des Opisthoticum anlegt, und einen schräg nach unten am Basioccipitale entlang. In der median gelegenen Fläche des Exoccipitales, die die hintere Seitenwand der Gehirnhöhle bildet, öffnen sich unten die inneren Foramina für den Nervus hypoglossus. Dieser Nerv tritt, im Gegensatz zu *Chelonia* und *Chelydra*, immer nur durch ein inneres Foramen in den Knochen, durchsetzt ihn, seitlich nach hinten und unten verlaufend, und mündet außen in den Winkel zwischen dem seitlichen und unteren Flügel (Taf. 1 Fig. 1; Taf. 2 Fig. 12). Nur ein Foramen externum nervi hypoglossi findet sich bei I und an dem Schädel, den BOULENGER (1889, p. 9) abbildet; bei den anderen Schädeln spaltet sich der Canalis n. hypoglossi in seinem Verlaufe, so daß 2 äußere Foramina auftreten, von denen das zweite, kleinere unter dem größeren liegt (III, IV, V. GERVAIS' Abb. 1872, tab. 5 fig. 2, 6). Der vordere Rand der medianen Fläche liegt mit seiner oberen Hälfte am Supraoccipitale: die untere Hälfte ist nach hinten ausgebuchtet, und an der unteren Ecke springt ein kleiner Höcker nach vorn und oben vor. Auf diese Weise kommt eine Incisur zustande, die durch den medialen Rand der vom Opisthoticum gebildeten Hinterwand des knöchernen Labyrinths zum Foramen jugulare anterius (Taf. 2 Fig. 7 f. jug. ant) ergänzt wird. Dieses ist in der Regel vollständig, doch kommen bei I das Opisthoticum und der kleine Höcker des Exoccipitales unten nicht zum Verschuß. Das Foramen jugulare anterius (vgl. a. Kap. III, Fissura metotica S. 77 ff.) ist ähnlich dem der Cheloniiden ein mehr vertikal gestellter Spalt; durch ihn gelangt die Vena jugularis interna aus der Gehirnhöhle heraus und bildet mit dem Sinus cavernosus zusammenfließend die Jugularvene. Außerdem treten durch das Foramen jugulare anterius Nervus vagus und accessorius nach außen. Die Jugularvene zieht in dem Ausschnitt zwischen dem oberen und seitlichen Flügel des Exoccipitales hinten aus dem Schädel heraus, seitlich schräg unter dem äußern Foramen des Hypoglossus. Dieser Ausschnitt, die Incisura jugularis posterior,

ist bei einem Schädel (V) durch eine dünne Knochenlamelle gerade noch zu einem Foramen jugulare posterius geschlossen, ohne daß jedoch ein längerer Kanal für die Vena jugularis gebildet wird. Fast erreicht ist ein Verschuß des For. jug. post. auch bei VII. Bei allen anderen Schädeln aber klapft die Lamelle, die vom seitlichen Flügel heruntergeht, mehr oder weniger weit, ist auch wohl asymmetrisch (IV). Die Incisura jugularis posterior (Taf. 1 Fig. 4; Taf. 2 Fig. 12 *inc. jug. post*) fließt dadurch mit der großen seitlichen Öffnung auf der Hinterseite des Schädels zusammen (Taf. 1 Fig. 4; Taf. 2 Fig. 12 *fe. po*), die GROSSER u. BREZINA (1895) und SIEBENROCK (1897) bei Schildkröten als Foramen lacerum bezeichnen. Sie hat aber mit dem Foramen lacerum (posterius) der vergleichenden Anatomie durchaus nichts zu tun, denn als Foramen lacerum (posterius) wird bei Säugetieren (M. WEBER 1904, p. 51) die Öffnung bezeichnet, durch die die Vena jugularis interna und der Nervus glossopharyngeus, vagus und accessorius austreten und die dem Foramen jugulare anterius der Schildkröten gleichzusetzen ist. Die in Frage stehende große Öffnung führt am macerierten Schädel zwischen Basioccipitale, Exoccipitale, Pterygoid, Quadratum und Opisthoticum von hinten direkt in die große innere Abteilung der Paukenhöhle, die HASSE (1871) und mit ihm SIEBENROCK (1897) als Recessus cavi tympani bezeichnen (die aber kaum Recessus genannt werden kann, da sie den eigentlichen Hauptteil der Paukenhöhle darstellt). Die Öffnung heiße Fenestra postotica. Durch sie treten bei *Dermochelys* die Carotis interna und ein Ast des Sympathicus in den Schädel, die bei *Chelonia* durch den Canalis caroticus (HASSE; Pterygoidkanal VAN BEMMELEN) in das Pterygoid eindringen.<sup>1)</sup> Heraus treten durch die Fenestra postotica der hintere Hauptast des Nervus facialis, N. glossopharyngeus, vagus und accessorius und die Vena jugularis.

Das Exoccipitale ist verbunden mit dem Basioccipitale, Supraoccipitale und Opisthoticum. Dazu kann es noch in Verbindung treten mit dem Pterygoid, so bei IV auf der rechten Seite über dem Ende des Tuberculum basioccipitale und beiderseits bei V und bei dem Exemplar, das BOULENGER (1889, p. 9) abbildet; meist aber ist es durch das Tuberculum basioccipitale weit vom Pterygoid getrennt, entgegen dem, was bei Cheloniiden und Chelydriden auftritt,

1) Der Nervenast wurde schon durch KÖSTLIN und HOFFMANN konstatiert (s. VAN BEMMELEN 1896, p. 285); er vereinigt sich mit dem Ramus palatinus n. facialis und wird von FUCHS (1910) wohl mit Recht mit dem N. petrosus profundus der Säugeranatomie identifiziert.

wo eine feste Verbindung zwischen Exoccipitale und Pterygoid besteht.

Das Supraoccipitale von *Dermochelys* (Taf. 1 Fig. 3, 4; Taf. 2 Fig. 7, 8, 11, 12 s. *occ*) ist dem aller anderen Schildkröten gegenüber charakterisiert durch die eigenartige Ausbildung der Crista supraoccipitalis. Sie bildet einen kurzen stumpfen Höcker, der bald etwas über den Hinterrand des Schädels herausragt (I, II, III, V, GERVAIS 1872, tab. 5 fig. 1, 3), bald aber durch die Parietalia völlig verdeckt wird (IV, BOULENGER's Abb. 1889, p. 9). Die Parietalia beteiligen sich übrigens in jedem Falle etwas an dem Zustandekommen des Höckers, indem sich Knochenteile auf den vom Supraoccipitale gebildeten Teil des Höckers auflegen und mit ihm eine feste Naht eingehen. Nach unten schärft sich die Crista zu einer Kante zu, die nach vorn zum Foramen magnum zieht, wo sie in der Fläche des Supraoccipitales, die das Foramen magnum oben abschließt und den hintern Teil des Daches der Gehirnhöhle bildet, ausläuft. Die Kante ist meist ziemlich abgerundet, manchmal aber, wie bei IV, gratartig, so daß der untere Teil der Crista eher an die der Cheloniiden erinnert. Auch kann beides asymmetrisch auftreten, wie bei V. Der vordere Teil des Supraoccipitales vor der Crista bildet wie bei allen Schildkröten so auch bei *Dermochelys* einmal mit seinem medianen Teil das Dach des hintern Teiles der Gehirnhöhle, dann aber schließt er auch mit seinen paarigen, nach unten gehenden und stark erweiterten Seitenteilen das knöcherne Labyrinth von oben her.

Das mediane Verbindungsstück liegt unter den Parietalia, von denen aus sich jederseits eine Knochenleiste (*par'*) nach unten erstreckt, die das Supraoccipitale zwischen sich nehmen (Taf. 1 Fig. 3; Taf. 2 Fig. 7, 8; auf Taf. 3 Fig. 17 ist die Leiste angeschnitten). Etwa in der halben Länge der Parietalia bricht dann das Supraoccipitale mit scharf abgeschnittenem Vorderrande plötzlich zwischen diesen Leisten ab, die noch weiter nach vorn ziehen (s. Parietale S. 52, 53). An diesen Vorderrand zwischen den Leisten setzt sich Knorpel an, der die Lücke davor ausfüllt und das eigentliche Dach der Gehirnhöhle nach vorn zu bildet, als vorderer Teil des primordialen knorpeligen Tectum cranii, in dem nur das Supraoccipitale verknöchert. Der untere, nach unten konkave Teil der Mittelpartie zieht seitwärts als Teil der medialen Wand in der Schädelhöhle nach unten. Diese Fläche grenzt hinten an das Exoccipitale und vorn in ihrer untern Hälfte an das Prooticum; die vordere obere



Hälfte setzt den vorderen scharfen Rand des letztgenannten Knochens (Taf. 2 Fig. 7, 8) nach oben bis an das Parietale fort, da hier die Descensus parietales, die bei den Cheloniiden diesen Vorderrand bedecken, fehlen. Der mittlere Teil des unteren Randes der medialen Fläche bildet am trockenen Schädel den Oberrand der Lücke, die sich aus dem knöchernen Labyrinth in die Schädelhöhle öffnet (Taf. 2 Fig. 7) und die intra vitam durch Knorpel geschlossen ist. Die laterale Fläche des Seitenteils stellt den oberen Teil der medianen Wand der Fossa temporalis dar und wird hier unten vom Opisthoticum und Prooticum begrenzt (Taf. 2 Fig. 8). Die 3 Knochen schließen aber nicht dicht aneinander, sondern es bleibt eine Lücke (Taf. 2 Fig. 8 *l*) zwischen ihnen, die beim lebenden Tiere durch Knorpel ausgefüllt ist.

In den erweiterten unteren Seitenteilen des Supraoccipitales liegt ein Teil des knöchernen Labyrinths (Taf. 2 Fig. 11). Von unten gesehen tritt auf der medialen Seite der Sinus utriculi superior in den Knochen ein, in den Recessus pro sinu superiore utriculi (Taf. 2 Fig. 11 *Rec. p. s. s. u*) und lateral der Canalis semicircularis anterior (sagittalis) und posterior (frontalis). Die einfachen Verhältnisse im Labyrinthteil des Supraoccipitales, wie sie sich bei Cheloniiden finden — ein einfacher Recessus für den Sinus utriculi superior, in den sich 2 Incisuren öffnen, durch welche die Bogengänge eintreten —, trifft man bei *Dermochelys* nicht an. Es kommt hier zur Bildung von besonderen Orificia für die Bogengänge; dabei erleidet SIEBENROCK'S Regel (1897, p. 255), wonach bei den Schildkröten immer zuerst ein Orificium can. sem. ant. ausgebildet werden soll, wenn es einmal zur Bildung solcher kommt, eine Ausnahme: in den beiden mir vorliegenden Supraoccipitalia (von III und IV) sind Orificia can. sem. post. beiderseits vorhanden, während bei III beiderseits ein klaffender Spalt das Lumen des Orificium can. sem. ant. mit der großen Öffnung für den Sinus utriculi superior verbindet, und ebenso bei IV auf der rechten Seite, während links eben eine Verbindung zustande gebracht wird. Jedenfalls geschieht dies auch sonst bei fortschreitender Verknöcherung des Schädels in höherem Alter, aber früher dürfte wohl immer bei *Dermochelys* das Orificium can. sem. post. zum Abschluß kommen. Übrigens wird das Orificium, wo es im Supraoccipitale noch nicht erreicht wird, dennoch durch einen von der lateralen Kante des Prooticums ausgehenden Fortsatz (Taf. 2 Fig. 11 *q*), welcher medianwärts zieht, und einen ähnlichen lateralwärts ziehenden Fortsatz (Taf. 2 Fig. 11 *p*) des Supraoccipitales

abgeschlossen; der Fortsatz des Prooticums liegt, falls dann (wie bei IV links) im Supraoccipitale das Orificium selbst geschlossen wird, unterhalb des zustande gekommenen Steges und verstärkt ihn.

Sehr auffallend sind bei *Dermochelys* vor und hinter dem Vestibularteil die eigentümlich wulstigen Flächen auf der Unterseite, da wo sich das Opisthoticum und das Prooticum ansetzen; die Nahtflächen unterscheiden sich von den Knochennähten zwischen den Deckknochen bei *Dermochelys* dadurch, daß beim Aufeinanderpassen der Knochen beträchtliche Lücken freibleiben; auch treten weniger Leisten und Kanten auf, die ineinander passen wie Nut und Feder, sondern Höcker und unregelmäßige Wülste. Diese Erscheinung zeigt sich so ziemlich zwischen allen knorplig präformierten Knochen von *Dermochelys*; die Lücken zwischen ihnen sind im Leben mit Knorpel ausgefüllt.

An die Knochenelemente des Occipitalringes, von denen das Supraoccipitale bereits zur Umschließung des knöchernen Labyrinths beiträgt, reihen sich die weiteren Knochen der Gehörregion an. Hier wäre zunächst das Opisthoticum (Taf. 1 Fig. 1, 4; Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 11, 12 *opot*) zu besprechen, das auch noch beim Abschlusse des Schädels nach hinten eine Rolle spielt, denn es stellt auf der Hinterseite die Verbindung der Exoccipitalia mit den seitlichen Elementen des Schädels dar. Es zieht vom Supraoccipitale und Exoccipitale vor allem an das Quadratum, während eine Verbindung des Knochens mit dem Squamosum bei *Dermochelys* meistens unterbleibt. Das laterale hintere Ende des Processus paroticus (Taf. 1 Fig. 4 *pr. pa*) des gegenüber dem Opisthoticum der Cheloniiden ziemlich gestreckten Knochens strebt zwar mit einer Verdickung — „les opisthotiques sont plus renflés a leur point de jonction avec la saillie apophysaire des mastoïdiens“ bemerkt GERVAIS (1872, p. 204) treffend — nach dem Processus squamosus hin, erreicht aber am macerierten Schädel kaum eine Verbindung (eventuell bei GERVAIS [1872, tab. 5 fig. 2, 6] und fast bei V), sondern beide Knochen bleiben durch einen weiten Spalt getrennt. Dies bedeutet aber keinen fundamentalen Unterschied gegenüber dem Cheloniidenschädel, der in eine Reihe mit dem Fehlen der Descensus parietales und dem eigenartigen Verhalten des Quadratojugale zu stellen ist, wie dies BOULENGER tut, denn das dauernd knorplig bleibende Ende des Processus paroticus (Taf. 2 Fig. 12 *k. pr. pa*) erreicht diese Verbindung regelmäßig, wie das Verhalten bei VII zeigt und wie Knorpelreste an dieser Stelle bei den macerierten Schädeln beweisen. An der Bildung der Incisura jugu-

laris posterior hat das Opisthoticum bei *Dermochelys* keinen Anteil, wie dies SIEBENROCK (1897, p. 257) annimmt. Vielmehr fällt dieser ganz in den Bereich des Exoccipitales, wie das Verhalten bei *V* beweist, wo ein Foramen jugulare posterius nur durch diesen Knochen gebildet ist, und auch bei allen übrigen Schädeln einschließlich dem von GERVAIS abgebildeten Pariser Exemplare gehört die Knochenlamelle (Taf. 1 Fig. 4; Taf. 2 Fig. 12 *x*), die ein Foramen jugulare posterius zu bilden bestrebt ist, nur dem Exoccipitale an. So könnte man den 6 Arten, auf die bei Schildkröten das Foramen jugulare posterius nach SIEBENROCK (1897, p. 257, 258) zustande kommen kann, noch eine 7. hinzufügen: Bildung des Foramen jugulare posterius durch Exoccipitale und Verschußmembran der Fenestra postotica, wenn man es nicht vorziehen will, nach dem Verhalten bei dem ganz ausgewachsenen Schädel *Dermochelys* zu SIEBENROCK's zweiter Kategorie zu zählen, wo das Foramen jugulare posterius im Exoccipitale allein liegt. In parenthesi sei noch dazu bemerkt, daß das Foramen jugulare posterius auch bei einem mir vorliegenden Schädel von *Macroclommys temminckii* und einem von *Chelydra serpentina* im Exoccipitale allein liegt und nicht von Opisthoticum und Exoccipitale gemeinsam umschlossen, wie es SIEBENROCK gefunden hat; wahrscheinlich variiert das Verhalten bei diesen Formen.

Nach vorn liegt das Opisthoticum an Quadratum und Prooticum und begrenzt mit diesen beiden Knochen eine ziemlich große Öffnung, die dem ebenso gelegenen Canalis caroticus externus<sup>1)</sup> (besser: Canalis arteriae facialis) der Cheloniiden und Chelydriden entspricht, aber hier wegen der sehr geringen Länge kaum als Kanal bezeichnet werden kann, sondern vielmehr einfach als Foramen arteriae facialis (Taf. 2 Fig. 8 *f. art. fac*). Dieses öffnet sich also von dem inneren Raume des Cavum tympani in die Fossa temporalis; es liegt ziemlich weit hinten, so daß es auf einer Gaumenansicht des Schädels noch eben hinter dem Pterygoide sichtbar wird. Durch das Foramen tritt bei *Dermochelys* wie bei Cheloniiden nicht die Carotis externa, sondern das von RATHKE (1857) bei Sauriern als Arteria facialis bezeichnete Gefäß, ein sehr starker Zweig der Carotis interna, der sich erst nach dem Eintritte dieser in den Schädel abspaltet.

Der vordere Teil des Opisthoticums ist ausgehöhlt, um den

1) SIEBENROCK nimmt mit diesem Terminus Bezug auf die alte CORTI'sche Bezeichnung Arteria carotis externa für die Arteria facialis RATHKE's.



hinteren Teil des Labyrinths aufzunehmen (Taf. 2 Fig. 11). Man erblickt von vorn eine ziemlich tiefe Grube, die dazu bestimmt ist, die Ampulla posterior zu beherbergen, den Recessus ampullae posterioris (Taf. 2 Fig. 11 *rec. amp. post.*). In diesen münden von oben her der Canalis sem. post. und lateral der Canalis sem. ext. Während bei allen Schildkröten mit Ausnahme von *Testudo* (nach SIEBENROCK 1897, p. 258) durch knöcherne Spangen abgeschlossene Orificia für die Bogengänge vorhanden sind, muß hier auch *Dermochelys* ausgenommen werden. Der Pessulus posterior,<sup>1)</sup> der ein Orificium für den Canalis sem. post. im Opisthoticum schaffen würde, ist nicht vorhanden. Ein Steg für diesen Kanal gehört, soweit er verknöchert, bei *Dermochelys* nur dem Supraoccipitale an. Ein Pessulus externus (Taf. 2 Fig. 11 *pess. e.*) dagegen, der den Canalis sem. ext. abgrenzt, ist ausgebildet, wenn auch der obere Verschuß eines Orificium can. sem. ext. im Opisthoticum nicht völlig erreicht wird, sondern ein kleiner Spalt bleibt, der aber auch von oben, durch das Supraoccipitale, ganz geschlossen wird. Die Wandung des Recessus ampullae posterioris zeigt an ihrer Umrandung zwei Incisuren: eine am lateralen Außenrand unten und eine am hintern Rande. Die 1. Incisur wird durch eine ebensolche am Hinterrande des Prooticums oben und vorn begrenzt und bildet, im Leben durch Knorpel von unten her zum Fenster geschlossen, die Fenestra ovalis (Taf. 2 Fig. 11 *fe. ov'*), die von der Fußplatte der Columella auris ausgefüllt wird. Der 2. Ausschnitt (Taf. 2 Fig. 11 *f. pl'*) an der unteren Kante wird durch Vorsprünge des Basioccipitales und Exoccipitales, hauptsächlich aber auch durch Knorpel zum Loche ergänzt. SIEBENROCK hat dieses als Foramen rotundum seu cochleae bezeichnet, eine Deutung, die auch HASSE, RETZIUS, CLASON und GAUPP vertreten. Nach VERSLUYS (1897) aber handelt es sich nur um den Durchgang für den Ductus perilymphaticus, während die eigentliche Fenestra rotunda am trockenen Schädel nicht besonders gekennzeichnet ist; sie wäre eventuell (von einer Membran verschlossen) nach außen davon, direkt hinter dem nach unten ragenden Knochenstück zwischen der Fenestra ovalis und dem Foramen perilymphaticum, zu suchen in der durch Knorpel vervollständigten Apertura lateralis recessus scalae tympani

1) Um die mehrfach verwandte Bezeichnung Columella, die auch für die die Bogengänge abtrennenden Stege im knöchernen Labyrinth gebräuchlich ist, zu vermeiden, möchte ich diese Gebilde als Pessuli bezeichnen, ein Terminus, der sonst nur für den im Syrinx der Vögel vorkommenden Steg oder Balken im Gebrauche ist.

(vgl. S. 89) an der medialen Wandung des inneren Teiles des Cavum tympani. Letzterer Deutung haben sich in neuerer Zeit SCHAUINSLAND (1900, p. 846) und A. A. GRAY (1908, p. 521—524) ebenfalls angeschlossen. GAUPP (1905, p. 760) bezeichnet die sogenannte Fenestra cochleae der Saurier auch als Foramen perilymphaticum, bemerkt jedoch (p. 761), daß diese in der Hauptsache dem Foramen cochleae der Säuger entspreche, was nach der eben dargelegten Auffassung nicht zutrifft.

Über dem genannten, nach unten ragenden Knochenstück (von SIEBENROCK nach BRÜHL als Laqueus Oweni bezeichnet [Taf. 2 Fig. 11 *l. o*]) liegt am Unterrande des Recessus amp. post. im Opisthoticum eine Öffnung, die dem Nervus glossopharyngeus zum Durchtritt dient, das Foramen externum nervi glossopharyngei (Taf. 2 Fig. 11 *f. ext. IX*). Dieser Nerv gelangt wie bei Cheloniiden im Foramen internum n. glossopharyngei (Taf. 3 Fig. 17, 19 *f. int. IX*) durch den Knorpel, der die Lücke in der medialen Wand des Labyrinths zwischen Supraoccipitale, Opisthoticum und Prooticum füllt (Taf. 3 Fig. 17 *ko*), in das Vestibulum, worauf er durch das Foramen ext. n. glossoph. wieder austritt und durch die Fenestra postotica aus dem Schädel gelangt. Der eigentümliche Verlauf des Glossopharyngeus durch die Ohrkapsel wurde zuerst von BOJANUS (1819, p. 34) für *Emys orbicularis* L. (*Testudo europaea* BOJ.) und für *Chelonia midas* nach RETZIUS (1884, p. 15) 1846 von IBSEN beschrieben; eine eingehende Darstellung finden wir bei SIEBENROCK (1897, p. 259), und im Speziellen für *Chelonia* und den Embryo von *Chelonia* macht GAUPP (1905 b, p. 787) in HERTWIG's Handbuch Angaben. Es handelt sich also hier um eine altbekannte Tatsache und nicht, wie man nach der Form einer Bemerkung von FUCHS (1910, p. 92) über den Glossopharyngeus bei *Chelonia* und *Emys* annehmen könnte, um eine neue Entdeckung.

Schließlich wäre noch einmal hervorzuheben, daß die mediale Kante der Hinterwand des Vestibularteiles mit dem Exoccipitale das Foramen jugulare anterius (Taf. 2, Fig. 7 *f. j. a*) bildet, welches bereits beim Exoccipitale abgehandelt wurde.

Das knöcherne Labyrinth wird nach vorn durch das Prooticum (Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 11; Taf. 3 Fig. 17 *prot.*) zum Abschluß gebracht, einen Knochen, der bei *Dermochelys* ungefähr dieselbe Gestalt hat wie bei den Cheloniiden und auch dieselbe Lage, wenn man davon absieht, daß er bei *Dermochelys* infolge des Fehlens der Descensus parietales nicht mit dem Parietale in Berührung kommt;

eben deshalb fehlt hier ein Foramen sphenoidale, das sonst durch das Prooticum von hinten geschlossen wird (vgl. S. 123 ff.).

Die Vorderränder der Prootica ziehen als Verlängerung der vordern scharfen Kanten der Seitenteile der Supraoccipitalia nach unten bis auf das Basisphenoid; hier geht noch ein kleiner Knochenfortsatz (Taf. 2 Fig. 8 *n*) nach vorn, der manchmal (I) die hintere Umrandung der Incisura nervi abducentis am Basisphenoid erreichen und verstärken kann. Lateral davon bildet das Prooticum den oberen Rand der vorderen Öffnung des Canalis cavernosus, des Foramen cavernosum (Taf. 2 Fig. 9 *f. cav*).<sup>1)</sup>

Die untere Fläche des Prooticums bildet bei *Dermochelys* das Dach des Canalis cavernosus; an der oberen Begrenzung eines eventuell vorhandenen, vom Lumen des Canalis cavernosus abgespaltenen Canalis caroticus (s. S. 45) beteiligt es sich nicht oder nur ganz hinten. Sonst wird dieser Kanal von Pterygoid und Basisphenoid allein umschlossen. In die untere Fläche des Prooticums öffnet sich das ziemlich große Foramen externum für den Canalis nervi facialis im Prooticum (Taf. 2 Fig. 11 *1, 1*). Dieser Nerv tritt durch das gleich zu besprechende Foramen internum n. facialis in das Prooticum und dann durch das Foramen externum n. facialis in den Canalis cavernosus. Hier spaltet er einen durch das Foramen cavernosum nach vorn ziehenden Ramus palatinus (= Nervus vidianus) ab, während der nach hinten ziehende Hauptast im Canalis cavernosus verläuft. Auffallenderweise zeigen sich nun an Stelle des einen äußeren Foramens für den Facialis bei V beiderseits deren zwei, während nur ein inneres Foramen vorhanden ist. Wahrscheinlich ist dies so zu erklären, daß die Spaltung des Nerven in Ramus palatinus und hintern Hauptast schon im Innern des Knochens vor sich gegangen ist, während sie sonst gleich nach dem Austritt durch das eine äußere Foramen zu erfolgen pflegt. Übrigens ist bei V die Lage jeder der beiden Öffnungen nicht dieselbe wie bei einem in Einzelzahl vorhandenen Foramen externum n. facialis; während letzteres nur vom Prooticum umschlossen ist, beteiligen sich bei V an der Umrandung des verdoppelten Foramens auch die nach oben gerichteten Leisten der Pterygoide, die hier beiderseits einen Canalis caroticus vom Canalis cavernosus abspalten (vgl. Pterygoid).

---

1) Ich wähle diese Bezeichnung für Foramen jugulare internum (SIEBENROCK), da wir sonst drei Foramina jugularia am Schildkröten-schädel haben, was leicht zu Verwechslungen Anlaß geben kann.



Bei I. durchbohrt ein zweiter Kanal vor dem einfachen Facialis-kanal das Prooticum, und zwar nur auf der rechten Seite; er geht durch den erwähnten vorderen Vorsprung (Taf. 2 Fig. 8 n), der auf dem Basisphenoid liegt. Links findet sich an der Stelle dieses kurzen Kanals in dem Vorsprung nur ein Einschnitt von oben her. Außer bei I treffe ich diese Bildung an dem ganzen Kopfe VII, aber hier auf der linken Seite an der Grenze des verknöcherten Prooticums und des darunter zwischen Prooticum und Basisphenoid noch erhaltenen Knorpels (Taf. 3 Fig. 17 n. f); auf der rechten Seite von VII fehlt jede Spur des Foramens; nach dem Verhalten des Facialis-kanals bei V könnte es nahe liegen, hier vielleicht an eine vollkommene Spaltung dieses Kanals zu denken. Diese Annahme verbietet sich aber dadurch, daß der Kanal für einen Ast des Facialis viel zu weit vorn, wenig hinter der Incisura n. abducentis am Basisphenoid, liegt. Eher ließe sich diese Bildung als ein Gefäßloch deuten; Sicherheit darüber ist am macerierten Schädel natürlich nicht zu erlangen, aber auch VII läßt uns hier im Stiche, da das Gewebe, das die enge Öffnung ausfüllt, zu sehr der Zerstörung anheimgefallen ist; die Embryonen weisen an der Stelle nichts besonderes auf.

Die medial gelegene Fläche des Prooticums von *Dermochelys* (Taf. 2 Fig. 7; Taf. 3 Fig. 17) ist von geringer Ausdehnung; sie begrenzt die mehrfach erwähnte Lücke in der inneren Vestibularwand von vorn (Taf. 3 Fig. 17). In diese Fläche ist bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* eine flache Grube eingesenkt, die die inneren Foramina für Nervus facialis und acusticus enthält und die ich deshalb als Fossa acustico-facialis bezeichne (Taf. 2 Fig. 11; Taf. 3 Fig. 17, 19, 21 f. af). — Sie entspricht dem sehr viel tieferen Meatus acusticus internus der Säuger, eine Bezeichnung, die HASSE und SIEBENROCK auch auf Schildkröten übertragen, die aber, wenigstens bei den vorgenannten Arten, durchaus nicht treffend ist. Die in der Fossa acusticofacialis am Schädel von *Dermochelys* am meisten vorn und unten gelegene größere Öffnung dient dem Nervus facialis (Foramen internum n. facialis, Taf. 2 Fig. 11 f. int. VII). Dahinter finden sich noch 2 größere Öffnungen, die Foramina acustica, für Ramus anterior und posterior n. acustici (Taf. 2 Fig. 11 2, 2; inc. VIII, 2). In der Umgebung des Foramen anterius n. acustici gehen 1 oder 2 kleinere Foramina nach innen durch, wahrscheinlich für kleine Gefäße (Taf. 2 Fig. 11 inc. g), vielleicht auch für kleinere Nervenäste, die sich bereits hier abspalten. Das Foramen posterius n. acustici kommt öfter (bei III links, bei IV

rechts) im Knochen nicht völlig zum Verschuß und wird dann durch die knorpelige mediane Ohrkapselwand ergänzt. Bei VII (Taf. 3 Fig. 17) liegen noch beide Foramina acustica im Knorpel; die Verknöcherung wird also auch hier erst in höherem Alter vollständiger. Die besprochenen Öffnungen (mit Ausnahme des For. int. n. facialis) führen alle in den großen Hohlraum, den SIEBENROCK (1897, p. 271) nach SCARPA als Fovea major bezeichnet und der die vordere Hälfte der Organe des Innenohres beherbergt. Die Fovea major im knöchernen Prooticum (Taf. 2 Fig. 11 *fo. ma*) ist wesentlich flacher als der Recessus ampullae posterior im Opisthoticum, so daß auch ich die Bezeichnung Fovea an Stelle von Recessus beibehalte. Im Grunde dieses Hohlraumes finden die Ampulla anterior und externa Platz. In ihre laterale Umrandung schneidet eine Incisur für den Canalis semicircularis externus (Taf. 2 Fig. 11 *inc. c. s. e*), der bei den Schildkröten gewöhnlich im Prooticum kein eignes Orificium hat. Ein Abschluß gegen den Binnenraum ist für den Canalis sem. ext. nur im Opisthoticum durch den Pessulus externus erreicht. Aber auch für den Canalis sem. anterior, der von oben her eintritt, ist nur ein Ausschnitt vorhanden (Taf. 2 Fig. 11 *inc. c. s. a*), entgegen dem, was nach SIEBENROCK (1897, p. 271) bei allen übrigen Schildkröten eintritt, wo ein Pessulus anterior im Prooticum vorhanden ist. Zum Abschluß gebracht wird aber ein Orificium can. sem. ant. bei *Dermochelys* durch das Zusammenwirken von Prooticum und Supraoccipitale. Im Labyrinthteil dieses letzteren Knochens wird dem medial gerichteten Fortsatze des Prooticums (Taf. 2 Fig. 11 *q*), der ein Orificium im Prooticum zu erzielen sucht, ein ähnlicher Fortsatz (Taf. 2 Fig. 11 *p*) entgegengeschickt, so daß auf diese Weise ein Steg zustande kommt.

Ein Ausschnitt im Unterrande der Fovea major bildet den Vorderrand der Fenestra ovalis (Taf. 2 Fig. 11 *fe. ov*), die, wie erwähnt, hinten durch einen Ausschnitt im Opisthoticum und unten durch Knorpel geschlossen wird.

Ebenfalls erwähnt wurde die Beteiligung des Hinterrandes des Prooticums an der Umgrenzung des Foramen arteriae facialis (Taf. 2 Fig. 8 *f. art. fac*) sowie die Lücke, die am trockenen Schädel zwischen Prooticum, Opisthoticum und Supraoccipitale ausgespart bleibt (Taf. 2 Fig. 8 *l*). Hier findet sich bei III. jederseits und bei IV im Rande des Prooticums ein kleiner Kanal, der von außen in das Vestibulum führt und einem Gefäße als Durchgang dient (Taf. 2 Fig. 11 *can. g*). Wo das Gefäß keinen eignen Kanal im Prooticum

hat, zieht es durch den Knorpel in der Lücke zwischen den 3 periotischen Knochen.

Von den Knochen, die, median an den Boden der Gehörregion anschließend, den Boden der Schädelhöhle bilden, haben wir das Basisoccipitale bereits kennen gelernt. Daran schließt sich nach vorn das sogenannte Basisphenoid von *Dermochelys* an, das bislang gewöhnlich als einheitlicher Knochen gegolten hat, abgesehen davon, daß C. K. HOFFMANN (1890, p. 62, 65) ein besonderes Praesphenoid abtrennen wollte, was von SIEBENROCK (1897, p. 261) in Anschluß an eine ältere Arbeit von RATHKE (1848, p. 51) mit Recht zurückgewiesen wurde.

Und doch birgt der in Frage kommende Knochen bei *Dermochelys* zwei Elemente in sich, einen Deckknochen, das Parasphenoid (Taf. 1 Fig. 1; Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 13, 14; Taf. 3 Fig. 17 ps) und ein knorpelig präformiertes Basisphenoid, die fest miteinander verwachsen sind. Für *Dermochelys* wurde das Parasphenoid schon 1906 durch VERSLUYS festgestellt und von demselben Autor 1909 ausführlich beschrieben und 1910 gegen Deutungen von FUCHS verteidigt. Ein Parasphenoid kommt auch anderen Schildkröten zu; so beschreibt es FUCHS bei *Emys* (1907 a, p. 453; 1910, p. 83), GAUPP bei *Podocnemis* (1905 a, p. 301), was FUCHS (1910, p. 84) bestätigt; GAUPP vermutet es nach SIEBENROCK's Darstellung auch bei Chelydriden (1905 a, p. 301; 1905 b, p. 790). Ferner ist bei Chelydriden ein Parasphenoid vorhanden (VERSLUYS 1909, p. 289) und dürfte wohl überhaupt bei Schildkröten ziemlich verbreitet, aber, da es mit dem Basisphenoid verschmilzt, am Schädel erwachsener Tiere nur schwer festzustellen sein. Ein Rostrum parasphenoidale will GAUPP (1905 b, p. 790) bei *Chelonia* und *Testudo* erkennen.<sup>1)</sup> FUCHS (1910) bestreitet nach seinen Befunden bei *Chelonia imbricata* das Vorhandensein irgendwelcher Spuren eines Parasphenoids bei dieser Form. Aus den Verhältnissen bei dieser Cheloniide glaubt FUCHS auch die von *Dermochelys* deuten zu können, indem er das Rostrum parasphenoidale letzterer dem aus primordialen Teilen hervorgehenden Rostrum basisphenoidale der Cheloniiden homolog setzt und Knochenlamellen, die die Pterygoide von *Dermochelys* teilweise von unten bedecken, als Teile des Basisphenoids anspricht, die sich in geringerer Ausdehnung auch beim Embryo von *Chelonia* fänden; er

1) Nach späterer mündlicher Mitteilung an Herrn Dr. VERSLUYS nimmt GAUPP seine Angaben über ein Parasphenoid bei *Chelonia* zurück.



verkennt dabei völlig die Gründe, die VERSLUYS eigentlich zur Annahme eines Parasphenoids bei *Dermochelys* führten (vgl. VERSLUYS' Erwiderung 1910).

VERSLUYS stützt seinen Beweis für das Vorhandensein eines Parasphenoids auf das Auftreten eines typischen Rostrum parasphenoidale (Taf. 2 Fig. 9, 13 *r. ps*) am ausgewachsenen Schädel von *Dermochelys* (III), das sich von dem Rostrum basisphenoidale der Cheloniiden unterscheidet durch seine dorsoventrale Abplattung, sein zugespitztes Vorderende, das Fehlen der rauhen Fläche, an der das knorpelige Interorbitalseptum ansetzt, und durch die Selbständigkeit des Rostrums gegenüber den knöchernen Trabekelbasen.

Über die Ausdehnung des Parasphenoids nach hinten kann VERSLUYS keine bestimmten Angaben machen (1909, p. 287, 288). Betrachtet man bei *Dermochelys* das isolierte „Basisphenoid“ der älteren Autoren von der Hinter- und Außenseite, so fällt eine Furche (Taf. 2 Fig. 7 *gr*) etwas unter halber Höhe des ganzen Knochens auf, die sich bei den mir vorliegenden Stücken (III und IV) an der Außenseite nicht sehr weit nach vorn erstreckt, aber doch unwillkürlich an den Rest einer groben Naht zwischen Parasphenoid und Basisphenoid denken läßt. Nach einer freundlichen Mitteilung von Herrn Dr. VERSLUYS ist dieselbe bei einem kleineren Schädel des American Museum of Natural History in New York so ausgesprochen, daß von O. P. HAY Versuche gemacht wurden, beide Knochenelemente durch Maceration zu isolieren, was indessen nicht gelang. Die Bestätigung, daß wir in dieser auffallenden Grenzfurche den Rest einer Knochen-naht vor uns haben, liefert der etwas rechts von der Mediane durchsagte Kopf VII. Hier sind in entsprechender Höhe auf der Schnittfläche Basisphenoid und Parasphenoid für die ganze Länge des Basisphenoids durch eine deutliche Naht, in der noch Bindegewebe des Periosts erhalten ist, voneinander getrennt (Taf. 3 Fig. 17); das Parasphenoid reicht bis zum Hinterrande des Basisphenoids und bedeckt dieses von unten her vollständig; vorn erhebt es sich etwas, während es sonst in gerader Linie an die gerade begrenzte Unterfläche des Basisphenoids stößt. Auch an der Vorderseite, am Dorsum sellae, bezeichnet eine unter den knöchernen Trabekeln verlaufende, median etwas ansteigende Furche die Grenze zwischen Basisphenoid und Parasphenoid (Taf. 3 Fig. 17 *gr'*). In der Struktur und Färbung der beiden Knochen ist ebenfalls ein deutlicher Unterschied bemerkbar. Die Knochenmasse des Basisphenoids erscheint heller und schwammiger als die des Parasphenoids darunter. — Weiter zeigt Kopf VII. daß das

Rostrum (Taf. 3 Fig. 17 r. ps), worauf ja auch das Fehlen der bei *Chelonia* vorhandenen rauhen Fläche am Vorderende des Rostrum basisphenoidale hinweist, frei unter dem Septum interorbitale endet; dessen Unterrand liegt über ihm, wie er über dem Vomer und den Palatina liegt, während er sich bei Cheloniiden hinten in das knöcherne Rostrum fortsetzt. Dies allein dürfte genügen, eine Homologie des Rostrum parasphenoidale von *Dermochelys* mit dem Rostrum basisphenoidale von *Chelonia* auszuschließen.

Nach FUCHS hat VERSLUYS als einen Grund, der für ein Parasphenoid bei *Dermochelys* beweisend sein sollte, die teilweise Bedeckung der Pterygoide durch das Parasphenoid von unten her angeführt (was tatsächlich nicht als Argument herangezogen wird; vgl. VERSLUYS 1909 und 1910). FUCHS wendet sich dagegen, indem er geltend macht, daß auch bei *Chelonia* embryonal zum Basisphenoid gehörige Knochenlamellen die Pterygoide auf kurze Erstreckung unten übergreifen können. Ich kann dies am Basisphenoid eines Embryos von *Chelonia* ebenfalls konstatieren, aber nicht durchgehend für den ganzen Rand des Basisphenoids und in sehr geringer Ausdehnung; bei 6 mir vorliegenden Schädeln von *Chelonia* fehlt jede Spur eines Übergreifens des Basisphenoids auf die Pterygoide, vielmehr beschränken diese das Basisphenoid in seiner sichtbaren Unterfläche. Unter diesen Umständen ist das mächtige Übergreifen von Knochenteilen über die Pterygoide bei der erwachsenen *Dermochelys* *Chelonia* gegenüber recht auffallend und, wenn man dazu die Inkonstanz in der Form perichondraler Knochenlamellen beim Embryo von *Chelonia* bedenkt, ein außergewöhnlich großer gradueller Unterschied. Allgemein gibt auch die Tatsache zum Nachdenken Anlaß, daß am Schädel von *Dermochelys* die Ersatzknochen nirgends die Neigung zeigen, große Lamellen zu bilden, wohl aber die allermeisten Deckknochen, wie in der Schädelbasis Palatinum, Vomer, Pterygoid. Wäre nun eine Verstärkung der Schädelbasis durch eine festere Verbindung der Knochen nötig — denn anderes könnten sekundäre Lamellen des Basisphenoids wohl kaum bezwecken —, so dürfte es unter diesen Umständen wahrscheinlicher sein, daß sie von den Pterygoiden ausgingen und nicht vom Basisphenoid, wie dies übrigens auch bei *Chelonia* angebahnt ist.

Ganz sichere Beweise für das Vorhandensein eines Parasphenoids bei *Dermochelys* liefern uns auch die Schnittserien durch die Köpfe der reifen Embryonen A und B. Wie ich im folgenden Kapitel näher auszuführen habe, trifft die Vermutung von FUCHS (1910, p. 89), daß

die primordialen Skeletverhältnisse in der hier in Frage kommenden Region bei *Dermochelys* ähnlich liegen wie bei *Chelonia*, zu, jedoch führt die Ausgestaltung dieser bei *Dermochelys* zu ganz anderen Verhältnissen als bei *Chelonia*. Eine Intertrabecula (PARKER; Taenia intertrabecularis FUCHS) (S. 107, Fig. G, H; S. 110, Fig. J; Taf. 6 Fig. 32; Taf. 8 Fig. 40 *itr*) tritt wie bei *Chelonia* auf, wo sie übrigens embryonal höchstwahrscheinlich ganz anders entsteht, als es FUCHS annimmt (vgl. unten S. 108 Anmerkung); sie liegt wie hier zwischen den Trabekeln, etwas tiefer als diese, und steht hinten mit dem Dorsum, vorn mit dem Septum interorbitale und den Trabekeln in Verbindung; über ihre Schicksale vgl. S. 109, 112. Unter der Intertrabecula liegt das Rostrum parasphenoidale (Taf. 6 Fig. 32 *r. ps*), durch Periost wohl von ihr getrennt; es verbreitert sich nach hinten, und das Parasphenoid verschmilzt in der Gegend des Dorsum sellae mit perichondralen Knochenlamellen der Basalplatte, von denen es in dieser Region schwer sicher abzugrenzen ist. In seiner ganzen hinteren Partie ist das Parasphenoid wieder durch Periost vom Knorpel der Schädelbasis wohl gesondert (Fig. A) und reicht, sich

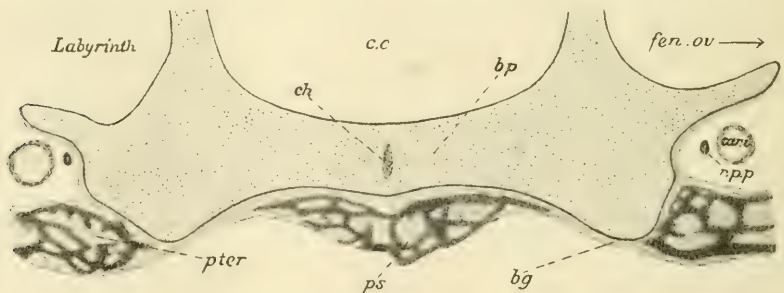


Fig. A.

Schnitt durch die Schädelbasis von *Dermochelys coriacea*. Embryo B, in der Höhe der Fenestra ovalis. 15,6:1. *bg* Bindegewebe. *bp* Basalplatte. *car. i* Carotis interna. *c. c* Cavum cranii. *ch* Chorda. *fe. ov* Fenestra ovalis. *pter* Pterygoid. *ps* Parasphenoid. *r. p. p* Ramus petrosus profundus.

nach hinten wieder verschmälernd, bis in die Breite der Fenestra ovalis, also etwa der Ausdehnung des Basisphenoids der Erwachsenen nach hinten entsprechend. Die eben erwähnte Verbindung mit den perichondralen Knochenlamellen ist bei Embryo B nur sehr wenig, bei A mehr vorhanden; dieser ist offenbar, wie auch aus dem Verhalten der Intertrabecula hervorgeht (vgl. S. 109), in dieser Gegend weiter entwickelt als B. — Die Platte des Parasphenoids der Em-



bryonen von *Dermochelys* greift noch kaum unter die Pterygoide herüber; sie ist verhältnismäßig dick und in die Knorpelmasse der Basalplatte eingesenkt und, um dies zu wiederholen, durch Periost wohl davon isoliert.

Für *Chelonia* streitet FUCHS (1910, p. 88) das Vorhandensein eines Parasphenoids auf das Bestimmteste ab. Ich kann bestätigen, daß sich beim reifen Embryo unter der Basalplatte keinerlei Anzeichen eines solchen finden. Daß an dem Rostrum basisphenoidale Teile eines Parasphenoids teilnehmen, ist auch wenig wahrscheinlich. Doch möchte ich die Parasphenoidfrage bei *Chelonia* nicht in so bestimmter Weise verneinen, wie dies FUCHS tut, da es nicht ausgeschlossen ist, daß sich in den chondrifugalen Knochenlamellen an der ventralen Seite der Intertrabekel beim Embryo auch Teile eines Parasphenoids verbergen, die man vielleicht an einem günstigen Objekt einmal isoliert finden könnte. Bemerkenswert ist, daß die Ausdehnung dieser Knochenlamellen ziemlich wechselt; bei dem Embryo, den FUCHS behandelt, sind sie stärker entwickelt als bei meinem Exemplar; es ist aber auch zu bedenken, daß es sich bei ersterer um *Chelonia imbricata*, bei letzteren um *Chelonia midas* handelt und so möglicherweise Artunterschiede mitsprechen.

Dagegen haben wir bei *Chelydra* wieder sicher ein Parasphenoid (S. 113, Fig. M, N; Taf. 10 Fig. 59, 60 ps). Die Intertrabekel fehlt hier völlig, und das Parasphenoid bildet den einzigen Verschuß der Fossa hypophyseos von unten her. Isoliert ist es beim Embryo nur in der vorderen Hälfte des Rostrums und an der Stelle des Eintritts der Arteria cerebralis in das Cavum cranii; dahinter ist es mit der Basalplatte, davor mit dem perichondralen Knochen der Trabekel verschmolzen. An dem zu einem Knochen vereinigten Basisphenoid und Parasphenoid der Erwachsenen macht sich das Rostrum parasphenoidale durch seine freie, zwischen den Trabekeln und etwas tiefer als ihre Oberseite gelegene Spitze sofort kenntlich, während die Trabekeln mit ihren Vorderenden in den Hinterrand des Septum interorbitale übergehen und demgemäß die typische rauhe Fläche zeigen, die an der Verbindungsstelle von Knorpel und Ersatzknochen immer an letzterem auftritt. — Bemerkenswert ist, daß auch hier Knochenlamellen, höchstwahrscheinlich Teile des Parasphenoids, ziemlich weit auf die Unterfläche der Pterygoide übergreifen.

Noch einige Bemerkungen zur Form des Parasphenoids am *Dermochelys*-Schädel. Bei den reifen Embryonen ist das Parasphenoid am Vorderende der Basalplatte höher als weiter hinten; dieselben Verhältnisse läßt auch VII erkennen. Eine vom Dorsum sellae auf

das Rostrum parasphenoidale herabziehende Kante variiert sehr in ihrem Verhalten bei den Erwachsenen: bei III (Taf. 2 Fig. 9 zwischen den Foramina carotica interna) und IV erhebt sie sich genau in der Mediane des Dorsum sellae, während sie bei I und V, bei jenem nach rechts, bei diesem nach links abbiegt, wodurch die obere Fläche des Rostrum parasphenoidale, in jedem Falle unregelmäßig ausgebildet, noch asymmetrischer wird. Diese obere Fläche des Rostrum parasphenoidale tritt scharf nach vorn zugespitzt im Grunde des Schädels zutage, bei IV auffallend klein, etwas größer bei I, bei III nach den Seiten etwas über die Pterygoide hin verbreitert. Auffallend groß ist diese Fläche bei V; die obere Fläche erreicht hier noch das Hinterende des Vomers zwischen den Palatina; auch ist bei V die Knochenlamelle, die sich oben auf die Pterygoide legt, auf der rechten Seite ganz auffallend breiter als auf der linken Seite. Mit seiner Unterseite beteiligt sich das Parasphenoid in sehr wechselnder Ausdehnung an der Bildung der Gaumenfläche. Maßzahlen der Länge und Breite der Knochenplatte geben von diesem Variieren ein anschauliches Bild:

	Länge	Breite	Verhältnis von Länge zu Breite.
I.	62	31	2 : 1
III.	61	51	1,16 : 1
VI.	65	40	1,61 : 1
V.	73	77	1,55 : 1

In dem ganzen Umriß ähneln sich am meisten die schmalen Parasphenoidplatten bei I und IV, da der hintere Teil gleichmäßig nach oben gebogen ist. Sie zeigen jedenfalls ein ursprünglicheres Verhalten, da auch die Embryonen noch durchgängig ein schmales, sich nach vorn zuspitzendes Parasphenoid besitzen [A und B; vgl. WAGLER (1830), GRAY (1869), GERVAIS (1872)]. Bei III und V dagegen scheint sich das Parasphenoid sekundär über die Pterygoide verbreitert zu haben; bei III rechts tritt das Pterygoid nur noch auf eine Erstreckung von 3,5 mm (an seiner schmalsten Stelle) zwischen dem Rande des Parasphenoids und der Fenestra infraorbitalis zutage. Bei V setzt sich die bei III vorn abgestumpfte Fläche noch in eine lange Spitze zwischen die Pterygoide hin fort. Am Hinterende bleiben bei III und V die Mitte und die seitlichen Teile in gleicher Tiefe wie die ganze Platte, während sich die dazwischenliegenden Partien etwas zum Basioccipitale erheben.

Die bei den Cheloniiden so charakteristische hintere gebogene Kante des Basisphenoids kommt in der Schädelbasis bei *Dermochelys* gar nicht zum Ausdruck, ein Merkmal, das schon GERVAIS (1872, p. 204, 205) hervorhebt. Auch bei den Chelydriden liegt die untere Fläche des betreffenden Knochens, die hier wahrscheinlich wie bei *Dermochelys* ganz von einem Parasphenoid gebildet ist, fast in demselben Niveau wie die Unterfläche des Basioccipitales, ähnlich dem Verhalten von *Dermochelys*.

Das Basisphenoid von *Dermochelys* (Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 13; Taf. 3 Fig. 17 *bs*) sitzt ganz auf dem Parasphenoid auf, welches sich außerdem vorn median über der Basis des Rostrum parasphenoidale etwas am Basisphenoid hinaufzieht. Auf der Unterseite des Schädels von *Dermochelys* wird das Basisphenoid nicht sichtbar. Das Basisphenoid zeigt von oben gesehen (Taf. 2 Fig. 13), also in der Gehirnhöhle, einen annähernd quadratischen Umriß. An die hintere Wandung legt sich das Basioccipitale an, ohne daß eine feste Verbindung zustande kommt. Der Knorpel, der sich zwischen beiden Ossifikationszentren befunden hat, bleibt bei *Dermochelys* zeitlebens in ziemlicher Ausdehnung erhalten (Taf. 3 Fig. 17 *bp'*). Am Grunde des Vorderendes der Crista basioccipitalis springt ein starker Zahn gegen den Hinterrand des Basisphenoids vor, wo sich ein entsprechender Ausschnitt findet; jedoch kommt auch hier keine Verbindung zwischen den beiden Knochen zustande. Eine Crista wie die eben genannte auf dem Basioccipitale findet sich auch auf dem Basisphenoid und sei analog Crista basisphenoidalis (Taf. 2 Fig. 13 *cr. bs*) genannt; sie ist ebenso wie die Crista basioccipitalis bald mehr in zahlreiche Höcker aufgelöst (III und V), bald mehr als einheitliche Leiste ausgebildet. Auch die seitliche Grenze des eigentlichen Gehirnbodens ist wie beim Basioccipitale durch eine Aufwulstung gekennzeichnet. An die Seitenwandung des Basisphenoids legt sich in der Mitte das Pterygoid an, das außerdem den vorderen oberen Teil dieser Wandung erreichen kann, wenn durch eine Leiste auf dem Pterygoid ein besonderer Canalis caroticus zwischen Basisphenoid und Pterygoid gebildet wird [bei I und IV links, III rechts (Taf. 2 Fig. 13), V beiderseits]. Die Seitenwand des Basisphenoids bildet in diesem Falle einen Teil der medianen Wandung des Canalis caroticus; im anderen Falle zieht die Carotis frei an der Seite des Basisphenoids vorbei (Taf. 2 Fig. 13, linke Hälfte). Der hintere Teil der Seitenwand des Basisphenoids liegt am macerierten Schädel frei in der Umrandung einer flachen Grube zwischen Basisphenoid, Basi-



occipitale und Pterygoid; die Grube wird im Leben durch Knorpel ausgefüllt, der am Boden der Ohrkapsel teilnimmt.

Ganz eigenartig ist die Ausbildung der Vorderwand des Basisphenoids von *Dermochelys* (Taf. 2 Fig. 9). Sie fällt steil nach unten ab, und da das Basisphenoid sehr dick ist, kommt es so zur Bildung eines sehr ausgeprägten Dorsum sellae. Der Oberrand des Dorsums, der Vorderrand der oberen Fläche des Basisphenoids, springt in der Mitte (Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 13 *m*) stark vor (außer bei V), gewissermaßen in Fortsetzung der Crista auf der Oberfläche, die dahinter flach ausgelaufen ist. Der Vorsprung schließt mit einer Art Facette ab, die den Eindruck erweckt, als habe hier am nicht macerierten Schädel noch Knorpel gesessen. Ein derartiges Gebilde in der Mitte des Oberrandes des Dorsum sellae fehlt sonst bei Schildkröten; meist findet man einen einfachen Ausschnitt; bei den Cheloniiden, wo ein Dorsum sellae fast völlig fehlt, springt in der Mitte eine ganz niedrige dünne Knochenleiste aus dem hinteren Teile des Rostrum basisphenoidale median gegen die Fossa hypophyseos vor (auch bei SIEBENROCK, 1897, tab. 6 fig. 30 angedeutet). Nach den Knorpelresten der embryonalen Intertrabecula bei VII (S. 112), einem ziemlich hohen Höcker mitten auf dem Dorsum sellae (Taf. 3 Fig. 17 *itr'*), dürfen wir in dem Vorsprunge einen allerdings sehr kleinen verknöcherten Rest der Intertrabecula bei *Dermochelys* sehen, ein Homologon des ganzen mittleren Teiles des großen Rostrum basisphenoidale von *Chelonia*. Seitlich von dem mittlern Vorsprung treten beiderseits je zwei verhältnismäßig starke Höcker auf, die sich an ihren oberen Enden zu vereinigen suchen; sie zeigen dieselben facetteartigen Endflächen wie der mittlere Vorsprung und streben die Bildung eines Foramen an (Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 13 *inc. VI*). Dieses wird aber im Knochen nie ganz geschlossen, sondern bleibt mehr oder weniger Ausschnitt. Geschlossen wird letzterer durch die darauf sitzende knorpelige Pila prootica (s. S. 118). Durch das so gebildete Foramen tritt der Nervus abducens aus der Gehirnhöhle. Die Ausbildung der Höcker ist wie die Ausbildung der ganzen Vorderwand des Basisphenoids sehr unregelmäßig, sowohl hinsichtlich der Symmetrieverhältnisse wie der Gleichartigkeit bei den Individuen. So sind die Höcker bei I aufgerichtet; zwischen ihnen und dem mittleren Vorsprung sind tiefe nach rechts unten gerichtete Kerben in den Vorderrand eingeschnitten. Bei III gehen die Höcker mehr nach vorn; der Rand zwischen ihnen und dem mittleren Vorsprung ist eingebuchtet, fällt aber von der Höhe der oberen Fläche gerade nach unten ab. Ähnlich verhält sich VII, nur sind

die Höcker hier erst wenig ausgeprägt; das Foramen nervi abducentis (Taf. 3 Fig. 17 *f. VI*) liegt noch fast ganz im Knorpel. Bei IV sind die Höcker schwach (zum Teil lädiert); der mittlere Vorsprung ist dick und stumpf und springt wenig über den nach vorn ausgebogenen Vorderrand vor. Bei V fehlt der mittlere Vorsprung; an seiner Stelle findet sich eine tiefe Kerbe in der Mitte des Vorderrandes. Rechts sind zwei starke Höcker fast zum Foramen geschlossen, links ist der eine Höcker sehr klein und weit median gelegen.

Von dem Dorsum sellae aus gehen weiter die beiden knöchernen Trabekeln (Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 13; Taf. 3 Fig. 17 *tr*; vgl. VERSLUYS, 1909). Während diese in der Regel nach vorn gehen, fallen sie bei *Dermochelys* von dem hohen Dorsum sellae nach unten gegen das Rostrum parasphenoidale und das daran liegende Pterygoid ab. Sie lassen zwischen sich und dem Dorsum sellae Raum frei für den Durchtritt der Arteria cerebialis in die Hypophysengrube; die mediane Öffnung dieses kurzen durch die Trabekeln gebildeten Kanals ist das Foramen caroticum internum (SIEBENROCK; Taf. 2 Fig. 9, 13 *f. car. int*). Der Kanal bildet die Fortsetzung des Canalis caroticus zwischen Pterygoid und Seitenwand des Basisphenoids, wenn ein solcher zur Ausbildung kommt. Die Außenwand dieses Kanals für die Carotis ist aber dann niemals ganz geschlossen, sondern zwischen dem Vorderrande der Pterygoidleiste, die den Kanal seitlich von dem Basisphenoid bildet, und dem Hinterrande der Trabekel bleibt eine größere oder kleinere Lücke (I und V links, III und IV rechts, Taf. 2 Fig. 8, 9, 13 *a*).

Die beiden Trabekeln sind nur bei einem der mir vorliegenden Schädel (III) annähernd gleich ausgebildet; sonst ist immer eine der beiden zu einem mehr oder minder langen Höcker reduziert (rechts bei I und V, links bei IV und VII). Unten vorn und nach der Mediane zu zeigen die Trabekeln Ansatzflächen (VERSLUYS, 1909, p. 28; fig. B; Taf. 2 Fig. 13) für den knorpeligen Unterrand des Septum interorbitale. Nach außen zu ist das untere Ende der Trabekeln abgerundet, bei III namentlich auf der rechten Seite so eigentümlich, daß VERSLUYS (1909) veranlaßt wurde, hier ein rudimentäres Basispterygoidgelenk zu vermuten (vgl. S. 105). Der unterste Teil des Dorsum sellae gehört zum Parasphenoid und ebenso vielleicht auch die mehr oder minder scharf ausgeprägte mediane Kante, die sich vom Rostrum parasphenoidale am Dorsum sellae in die Höhe zieht.

An den besprochenen Knochen schließen seitlich in der Basis des Schädels die Pterygoide (Taf. 1 Fig. 1, 4; Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 13, 14; Taf. 3 Fig. 17 *pter*) an. Ihre Gaumenseite ist bei *Dermochelys*

durch die breite Fläche des Parasphenoids größtenteils verdeckt, so daß sie auf der unteren Seite des Schädels nur in geringer Ausdehnung zutage treten und deshalb in der Literatur als relativ schmale Knochen angeführt werden. Vor dem Parasphenoid stoßen sie auf etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{5}$  ihrer ganzen Längenausdehnung in einer medianen Naht zusammen: auf der Oberseite der Pterygoide kann die Mediannaht länger sein, je nach der oberflächlichen Ausdehnung des Parasphenoids. Überhaupt haben wir sowohl hier in der Mediannaht wie an der ganzen vorderen Begrenzung der Pterygoide außerordentlich schuppig ausgebildete Nähte vor uns. Große Knochenlamellen greifen über und zwischeneinander (Taf. 6 Fig. 34), wodurch auch der Umriss der Knochen an den betreffenden Nähten sehr unregelmäßig (asymmetrisch und individuell verschieden) wird.

Der äußere Seitenrand der Pterygoide ist an seinem größten vorderen Teile frei. Er zieht in leichtem Bogen, als innere Grenze der Fenestra infraorbitalis, vom Palatinum zum Quadratum, ähnlich wie bei den Chelydriden, nur weniger stark und ohne die Einkerbung der Cheloniiden. Ein Processus ectopterygoideus, wie er bei Chelydriden in mächtiger Ausbildung auftritt, fehlt völlig. Nach VAN BEMMELLEN (1896b, p. 282) findet sich noch „ein kaum merkbares Höckerchen, das die Stelle markiert, wo bei pleurodiren Schildkröten der umfangreiche Processus postorbitalis . . . nach hinten und auswärts, ragt“, und man sieht auch an Schädel IV eine gerade noch bemerkbare Verdickung im Rande der Fenestra infraorbitalis, da wo das Pterygoid an das Palatinum stößt. Diese ist jedoch nur bei diesem einen Schädel vorhanden und deshalb wahrscheinlich bedeutungslos, wie sich aus dem Vergleiche mit den an dieser Stelle sehr gut erhaltenen Schädeln I, III und V ergibt, wo jede Spur einer Verdickung fehlt. Auch BOULENGER gibt über das Pterygoid von *Dermochelys* ausdrücklich an: „without ectopterygoid process“ (1889, p. 9). Übrigens könnte man eher eine Andeutung solcher bei *Chelonia* vermuten, wo kurz hinter der Stelle, an der das Pterygoid nach außen biegt, um einen Fortsatz zum Jugale hinüberzuschicken, bei allen mir vorliegenden *Chelonia*-Schädeln ein kleiner Höcker heraustritt. Eine Verbindung des Pterygoids mit dem Jugale wie bei Cheloniiden und Chelydriden unterbleibt bei *Dermochelys*.

Der hintere Teil der unteren Fläche des Pterygoids zieht seitlich am Processus articularis des Quadratus etwas abwärts (Taf. 1 Fig. 4; Taf. 2 Fig. 7, 9); die hinterste laterale Ecke ist bei *Dermochelys* meist in einen Vorsprung ausgezogen, der mit einer ebensolchen Bildung



des Quadratum verbunden ist. Der so gebildete Processus (Taf. 1 Fig. 1, 4 *qp*) legt sich von unten gegen die Furche für die Columella auris im Quadratum. Er ist wieder sehr unregelmäßig ausgebildet, bei I am stärksten, bei V ganz fehlend, wodurch die Columellarfurche im Quadratum als einfache Ausbuchtung erscheint; bei *Chelonia* fehlt dieser Fortsatz. Medial davon begrenzt der freie hintere Rand des Pterygoids die Fenestra postotica von unten; dann folgt wieder Naht am Vorderrande der Tubercula basioccipitalia bis zum Parasphenoid; manchmal kommt am Ende des Tuberculum basioccipitale eine Verbindung mit den Exoccipitale zustande. An der hinteren freien Kante, etwas lateral vom Tuberculum basioccipitale, findet sich regelmäßig ein Einschnitt, bald flach eingebuchtet [I rechts, (Taf. 1 Fig. 1)], bald ausgesprochene Kerbe [I links, (Taf. 1 Fig. 1)], beides auch in asymmetrischer Ausbildung an demselben Schädel (I, Taf. 1 Fig. 1). Auf den Schnitten durch den Kopf des Embryos zeigt sich, daß in dem Einschnitt nur Bindegewebe liegt, das in das Periost des Pterygoids übergeht; für die Begrenzung des darüber gelegenen Hauptastes der Carotis interna kommt der Einschnitt nicht in Betracht.

Mit seiner oberen Fläche (Taf. 2 Fig. 13) bildet das Pterygoid in der hinteren Hälfte zwischen Quadratum einerseits und Basisphenoid und Basioccipitale andererseits den Boden des Canalis cavernosus und der medialen Hälfte des Cavum tympani. Auf dieser oberen Fläche des Pterygoids ziehen auf eine Strecke weit die großen seitlichen Gefäße des Kopfes, der Sinus cavernosus (BOJANUS, 1819, = Vena lateralis capitis GROSSER u. BREZINA, 1895) und der untere Hauptast der Carotis interna. Letzterer durchzieht bei *Chelonia* in einem besonderen Kanal das Pterygoid (HASSE, 1871; SIEBENROCK, 1897), der nach VAN BEMMELEN (1896 b, p. 284) dadurch zustande gekommen ist, daß sich eine ventrale Falte des Pterygoids von außen nach innen umgebogen hat; das Fehlen dieses Canalis caroticus im Pterygoid von *Dermochelys* will VAN BEMMELEN daraus erklären, daß die ventrale medianwärts umgebogene Lamelle rückgebildet worden ist. Die Stelle, wo diese Knochenfalte abgebogen sei, sei durch eine Knochenleiste angedeutet. Eine solche Leiste findet sich auch an allen mir vorliegenden Pterygoiden (Taf. 1 Fig. 1; Taf. 2 Fig. 14 *f*) in verschiedenster Ausbildung, gerade bei IV sehr stark, bei I sehr schwach entwickelt, aber es will mir scheinen, sie habe nicht mehr Bedeutung als andere, lateral davor gelegene Leisten und Wülste der hier stark gebogenen Pterygoide, an denen Bindegewebe und schwache Muskulatur über dem hinteren Teil der weiten Tuba audi-

tiva, der Kommunikation zwischen Cavum tympani und Rachenraum, ansetzen. Die hintere Mündung des Kanals sucht VAN BEMMELEN jetzt in der Untiefe auf der Gaumenseite des Schädels, wo Basisphenoid (d. h. Parasphenoid), Basisoccipitale und Pterygoid zusammenstoßen und wo eine Lücke zwischen diesen Knochen bleibt. Bereits SIEBENROCK (1897, p. 300) hat diese Auffassung VAN BEMMELEN's als unwahrscheinlich zurückgewiesen; sie ist einfach deshalb unhaltbar, weil die Carotis bei *Dermochelys* durchaus auf der dorsalen Seite des Pterygoids bleibt. Die erwähnte Lücke zwischen den drei Knochen findet sich sehr oft, aber durchaus nicht immer (I rechts, V links) und ist sicher eine der am *Dermochelys*-Schädel mehrfach vorhandenen Lücken, die intra vitam durch Knorpel oder Bindegewebe gefüllt sind; ein Gefäß zieht hier nie durch. Die Lücke hat also auch nichts mit einem weiter vorn gelegenen Foramen für einen Zweig der Carotis zu tun, wie SIEBENROCK (1897, p. 300) nach Zuständen bei *Chelys* vermutet, denn ein derartiges Gefäß fehlt bei *Dermochelys*. Nebenbei bemerkt, dürfte VAN BEMMELEN's Erklärung der Entstehung des Pterygoidkanals bei *Chelonia* auch nicht zutreffen, da sich auf meinen Schnitten durch den Kopf eines *Chelonia*-Embryos zeigt, daß sich die Verknöcherung um die Carotis im Bindegewebe dorsal wie ventral gleichmäßig ausbreitet; auch ist bei größeren Schädeln von *Chelonia* meist gerade die ventrale Wandung des Pterygoidkanals stärker als die dorsale.

Ganz auffallend unregelmäßig sind bei *Dermochelys* die Sulci für die Gefäße ausgebildet. Der ganze Canalis cavernosus zwischen Pterygoid, Quadratum, Prooticum und Basisphenoid kann einheitlich bleiben, oder aber es wird im Pterygoid ein besonderer Sulcus für die Carotis von ihm abgetrennt, der durch Beihilfe von Basisphenoid und Prooticum zum Canalis caroticus abgeschlossen werden kann. Die Leiste des Pterygoids (Taf. 2 Fig. 9, 13 *pl*), die den Sulcus caroticus vom Canalis cavernosus abtrennt, findet sich bei den mir vorliegenden Schädeln in allen Stadien der Ausbildung. Bei I rechts bezeichnet eine kaum merkliche Erhebung ihren Platz, bei III links bereits eine niedrige höckerige Crista (Taf. 2 Fig. 9, 13, *pl* auf der linken Schädelseite); bei IV rechts trifft man einen durch eine ausgesprochene Leiste gesonderten Sulcus; hinter dieser steht isoliert ein Knochenhöcker, und die Leiste selbst ist ihrer ganzen Höhe nach durch einen feinen Spalt, der sich nach unten zu einer Öffnung erweitert, geteilt. Ihre Entstehung wäre demnach so zu denken, daß isolierte Höcker auftreten, die sich dann verbreitern und zu der ein-

heitlichen Leiste zusammentreten. Darauf weist auch das letzte Stadium hin, wo dann die Leiste, oben etwas medianwärts eingebogen, das Basisphenoid und Prooticum erreicht, [I und IV links, III rechts, (Taf. 2 Fig. 13), V beiderseits]; in dieser ausgebildeten Leiste treten noch öfters kleine Spalten und auch Öffnungen auf, [III rechts, (Taf. 2 Fig. 9 *sp*) IV links, V beiderseits] an derselben Stelle, wo bei IV rechts der Spalt die ganze Leiste teilt; mit Gefäßzweigen usw. stehen die Öffnungen anscheinend in keiner Verbindung. Bei den Embryonen von *Dermochelys* findet sich von einer Teilung des Canalis cavernosus durch die Pterygoidleiste noch nichts.

Die Carotis interna zieht durch den von der Leiste abgeschiedenen und medial von ihr gelegenen Raum; ist diese nicht vorhanden, so liegt das Gefäß einfach noch in dem großen einheitlichen Canalis cavernosus. Ein besonderer Canalis caroticus wird jedoch noch weiter vorn gebildet, durch die nach unten ziehenden Trabekeln und den Rand des Dorsum sellae, zwischen denen ein Hauptast der Carotis interna, die Arteria cerebralis in die Fossa hypophyseos tritt. Dieser Kanal ist aber natürlich dann unvollständig, wenn die knöchernen Trabekeln nur rudimentär sind (s. oben). Trifft eine vollständige Ausbildung beider Abschnitte des Kanals für die Arterie zusammen (III rechts Taf. 2 Fig. 9, 13), so kommt ein einheitlicher Kanal nur dadurch nicht zustande, daß zwischen dem Hinterrande der Trabekeln und dem Vorderrande der Pterygoidleiste eine mehr oder minder große Öffnung bleibt (Taf. 2 Fig. 9, 13 *a*). Durch sie tritt die Arteria palatino-nasalis (RATHKE, 1857) nach vorn, die sich hinter den Trabekeln von der nach innen ziehenden Arteria cerebralis trennt. Begleitet wird dieser Gefäßast von dem Ramus palatinus n. facialis, dem Nervus vidianus der ältern Autoren. Er läuft von seiner Ursprungsstelle aus dem Nervus facialis am Foramen externum n. fac. über die Carotis an deren Außenseite und zieht ihr entlang bis zu der Stelle, wo sie die Arteria palatinonasalis abgibt, und dann, wie gesagt, mit dieser nach vorn; mit ihm vereinigt sich ein Ast des Sympathicus, der Ramus petrosus profundus (vgl. S. 23). Ist ein besonderer Kanal für die Carotis zwischen Basisphenoid, Pterygoid und Prooticum vorhanden, so benutzt der Nervus palatinus diesen mit und verläßt ihn durch dieselbe große Öffnung wie die Arteria palatinonasalis. Andernfalls zieht er zwischen Carotis und Sinus cavernosus und gelangt durch das einheitliche Foramen cavernosum nach vorn.

Letzteres, die vordere Öffnung des Canalis cavernosus, wird unten



vom Pterygoid umgrenzt, medial von der Leiste des Pterygoids oder, wenn diese nicht ausgebildet ist, vom Basisphenoid<sup>1)</sup>.

Oben bildet das Prooticum den Rand des Foramens und lateral meist das Prooticum und Pterygoid, das durch einen am Quadratum heraufziehenden Fortsatz das Prooticum im lateralen Rande des Foramen cavernosum gerade erreicht; bei IV kommt jedoch diese Vereinigung nicht zustande, so daß auch das Quadratum an der Umrandung des Foramen cavernosum teilnimmt.

Auf den Vorderteil der Oberfläche des Pterygoids zwischen der Fenestra infraorbitalis und dem Rostrum parasphenoidale beziehungsweise der Mediannaht der Pterygoide legt sich von hinten außen her der knorpelige Processus pterygoideus des Quadratus (GAUPP, 1905 b, p. 789; Processus epipterygoideus PARKER, 1880; Taf. 6 Fig. 32, 33; S. 167, Fig. Q *pr. pter.*), für den sich namentlich hinten unter dem Vorderteile der Pterygoidleiste eine tiefe Furche (Taf. 2 Fig. 9 *pr. pter. f.*) im Knochen zeigt. Der obere, ziemlich ausgeprägte Rand dieser Furche ist der Knochenauswuchs (Taf. 2 Fig. 8, 9 *kna*), in dem VAN BENMELEN (1896 b, p. 283) die reduzierten Teile des Pterygoids sieht, die sich bei allen anderen Schildkröten zu einer Verbindung mit den bei *Dermochelys* reduzierten Descensus parietales erheben. Sehr auffallend ist diese Bildung nun nirgends ausgebildet, so daß man aus ihr allein hier auf eine Reduktion nicht schließen dürfte, aber in Zusammenhang mit anderen Tatsachen muß diese Aufwulstung des Knochens nach innen vom Processus pterygoideus in diesem Sinne gedeutet werden; ich stimme also VAN BENMELEN bei. Eine Verbindung von Parietale und Pterygoid, wie sie sich bei allen Schildkröten findet als dem Epipterygoid der Lacertilier analoge Bildung, muß auch bei den Vorfahren von *Dermochelys* angenommen werden: dafür sprechen außer noch zu erwähnenden Anzeichen am Kopfskelet auch paläontologische Befunde (DAMES, 1894).

Mit dem Fehlen der Descensus parietales fehlt natürlich auch ein Foramen sphenoidale, wie es bei den übrigen Schildkröten vorhanden ist und vom Pterygoid mitbegrenzt wird.

Ebenso muß unter diesen Umständen ein gesondertes knöchernes Epipterygoid gänzlich fehlen.

1) Ich habe hier der Einfachheit halber die Bezeichnung Canalis cavernosus und Foramen cavernosum beibehalten, ob nun ein besonderer Canalis caroticus durch eine Pterygoidleiste vom Canalis cavernosus abgegrenzt wird oder nicht.

Von den Knochen, die sich an der Umgrenzung des Gehörorganes beteiligen, bleibe nun lediglich noch das paarige *Quadratum* (Taf. 1 Fig. 1, 4, 5; Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 11, 12 *qua*) zu besprechen. Bei *Dermochelys* hat dieser Knochen ungefähr dieselbe Gestalt wie bei den Cheloniiden, ist jedoch, nach VAN BEMMELEN, auf einer primitiveren Stufe stehen geblieben als bei diesen. Während sich bei den Cheloniiden die *Incisura columellae auris* (Taf. 1 Fig. 1, 5; Taf. 2 Fig. 8, 11, *inc. col. au*) hauptsächlich nach hinten öffnet, da der Teil des Knochens, der tiefer liegt als die Incisur, weit nach hinten reicht, liegt bei *Dermochelys* der Einschnitt noch ganz in dem nach hinten ansteigenden Unterrande des sehr lang gestreckten, fast stabförmigen *Quadratus*. Der von außen in das *Quadratum* eingehöhlte laterale Teil des *Cavum tympani* (Taf. 1 Fig. 5; Taf. 2 Fig. 8) ist eine einfache, der Gestalt des ganzen Knochens entsprechend länglich ausgedehnte Grube, deren Wände vorn durch das *Quadratojugale* und hinten durch das *Squamosum* nach außen zu verbreitert werden; letzteres wulstet sich von oben gegen die Höhlung vor. Die Verbindung des *Quadratus* mit diesem Knochen ist an der oberen hinteren Ecke im Außenteil des *Cavum tympani* nicht ganz erreicht; die im Leben knorplig geschlossene kleine Lücke öffnet sich am trockenen Schädel in den hinteren Teil der *Fossa temporalis*.

Nach unten und vorn verlängert sich das *Quadratum* in den *Processus articularis* (Taf. 1 Fig. 1, 4, 5; Taf. 2 Fig. 7, 8, 9, 11, 12 *pr. art*), der bei *Dermochelys* wesentlich gestreckter ist als gewöhnlich bei Schildkröten; über seine Gelenkfläche legt sich ein Knorpelüberzug.

Mit seiner oberen Fläche bildet das *Quadratum* (Taf. 2 Fig. 8, 9) den größten Teil des Bodens der *Fossa temporalis*, wo es nach hinten vom *Opisthoticum* und lateral etwas vom *Squamosum* begrenzt wird; das von BOULENGER als für *Dermochelys* charakteristisch hervorgehobene Merkmal, daß das *Quadratum* mit seiner hintersten Ecke *Squamosum* und *Opisthoticum* trenne und zwischen diesen nach hinten zutage trete, ist bereits ausführlich besprochen (s. S. 26). Die vordere mediale Begrenzung des *Quadratus* in der *Fossa temporalis* wird durch das *Prooticum* bewirkt. Eine vom *Prooticum* und *Quadratum* gebildete, in die Augenhöhle vorspringende *Crista prae-temporalis*, wie sie SIEBENROCK (1897) für viele Schildkröten beschreibt, fehlt ganz; sie ist auch bei Cheloniiden kaum angedeutet. Die obere Fläche des *Quadratus* senkt sich einfach nach vorn und verschmälert sich in den lateral gelegenen *Processus articularis*, auf

den sich nach der Seite das Quadratojugale anlegt. Mit dem inneren Vorderrande kann dabei das Quadratum an der lateralen Begrenzung des Foramen cavernosum teilnehmen, wie bei IV (s. Pterygoid S. 46), was aber nicht die Regel ist. Unter diesem Foramen schickt das Quadratum in der bei dem Pterygoid erwähnten Rinne den Processus pterygoideus (Taf. 6 Fig. 32, 33; S. 167, Fig. Q *pr. pter*) nach vorn, der sich auf die Oberfläche des Pterygoids hinauflegt und verhältnismäßig lang wird. Der Processus pterygoideus bleibt bei *Dermochelys* bis auf den basalen Anfangsteil am Quadratum vollständig knorplig; an der Stelle, wo er von der Seite des Pterygoids auf dessen Oberfläche umbiegt, geht ein knorpliger Höcker nach oben, das Rudiment eines Epipterygoids (vgl. S. 167). Unter dem Processus pterygoideus zieht der mediale Rand des Quadratus zum Processus articularis abwärts und bildet dabei, in seinem oberen Teile, den hinteren Rand der Fenestra infraorbitalis (Taf. 1 Fig. 1 *fe. ifo*) als Fortsetzung der Umrandung dieser Öffnung durch das Pterygoid.

Nach innen zu begrenzt das Quadratum den Canalis cavernosus für den ein horizontaler Sulcus im Quadratum eingeschnitten ist (Taf. 2 Fig. 11 *can. car*). Ein zweiter Sulcus (Taf. 2 Fig. 11 *su. art. fac*) auf der Innenfläche des Quadratus zieht hinter dem ersten nach oben und mündet in dem vom Quadratum mit dem Prooticum und Opisthoticum gebildeten Foramen arteriae facialis, das sich in die Fossa temporalis öffnet. Mit dieser Partie bildet das Quadratum zugleich die laterale Begrenzung des inneren Teiles der Paukenhöhle.

Der öfter an dem unteren Teil dieser inneren Fläche mit Hilfe des Pterygoids zustande kommende Vorsprung (Taf. 1 Fig. 1, 4; Taf. 2 Fig. 8 *qp*), der den Columellarkanal von unten abzuschließen trachtet, aber mehr medial von der Incisura columellae auris im Quadratum gelegen ist, wurde beim Pterygoid bereits genannt.

Wesentliche Unregelmäßigkeiten in der Ausbildung des Quadratus bei den einzelnen Schädeln habe ich nicht angetroffen.

Die durch die Incisur im Unterrande des Quadratus ziehende *Columella auris* (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27, 28, 29) legt sich medial mit einer kleinen Knochenplatte, der Fußplatte, auf die Fenestra ovalis. Der verschmälerte Stiel zieht durch die Incisura columellae auris, die im nicht macerierten Kopfe durch straffes Bindegewebe (Taf. 2 Fig. 12 *bi*) unten hinten zu einem Loche vervollständigt wird. Ein lateraler Teil des Stieles bleibt knorplig und verbreitert sich in eine knorplige Endplatte. Der knöcherne Teil der *Columella auris*



entspricht jedenfalls dem Stapes der Lacertilier, während der distale knorplige Teil die Extracolumella darstellt. Bei der erwachsenen *Dermochelys* liegt die knorplige Endplatte kaum nach außen von der Incisura columellae auris. Sie ist in einer dicken, bindegewebigen Membran, die eine sehr weit nach innen liegende mittlere Schicht des Trommelfelles darstellt, eingebettet. Der ganze äußere Raum zwischen dieser Membran und der Haut ist von einer schwammigen Gewebsmasse erfüllt. Etwas anders liegen die Verhältnisse beim Embryo von *Dermochelys* (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27, 28), wo die knorplige Extracolumella noch beträchtlich weiter nach außen geht und auch die Membran, die mittlere Schicht des Trommelfells, mehr lateral unter dem Squamosum liegt, während das schwammige Gewebe zwischen dem Trommelfell und der Haut geringer entwickelt ist. Die Befunde am *Dermochelys*-Embryo nähern sich darin denen beim Embryo und dem erwachsenen Tiere von *Chelonia*, wo sich die Endplatte der Columella auris dicht unter der Haut befindet; bei *Chelydra* liegt das Trommelfell dauernd direkt in der Haut.

Die Darstellung, die GÉRAVIS (1872, tab. 5 fig. 8, p. 208) von der Columella auris der *Dermochelys* gibt, deckt sich nicht mit dem, was ich finde. Es scheint, daß ihm die knorplige Extracolumella fehlte und daß er den Stapes umgekehrt orientierte: das kreisförmig abgeschnittene breite Ende, nach GÉRAVIS außen, muß auf der Fenestra ovalis liegen, während sich an den verjüngten Teil die knorplige Extracolumella ansetzen muß, die in das Trommelfell geht.

Sehr auffallend und geradezu charakteristisch für *Dermochelys* ist die Lage und Form des Quadratojugales (Taf. 1 Fig. 1, 3, 4, 5 *gj*). Schon BOULENGER (1889, p. 8) hebt hervor, daß das Quadratojugale durch Squamosum und Jugale vom Postfrontale getrennt wird, im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Cheloniiden, und auch SIEBENROCK (1897, p. 293), auf GÉRAVIS' Darstellung gestützt, bemerkt ausdrücklich die eigentümliche Gestalt des Knochens, der aus seiner ursprünglichen Lage als Verbindungsstück des Orbitalbogens mit dem Quadratum weit abwärts gerückt sei. Aber sowohl GÉRAVIS wie BOULENGER ist die eigenartige Ausbildung des Quadratojugales auf der Innenseite der Schläfendecke entgangen (Taf. 1 Fig. 3; Taf. 2 Fig. 8). Hier ragt nämlich eine starke Knochenschuppe (Fig. B) hinter dem Jugale und Squamosum bis zum Postfrontale hinauf (Taf. 6 Fig. 31, 32, 33), in dessen Unterrand sie entweder mit einigen groben Zähnen hineingreift oder auf den sie sich einfach auflegt. So sind die ursprüng-

lichen Lagerungsverhältnisse des Quadratojugale am stegocrotaphen Schädel, wie sie die Cheloniiden aufweisen, auch bei *Dermochelys* erhalten, wenn auch sekundär das Quadratojugale durch die mächtige Ausbildung des Jugales und Squamosums in seinem

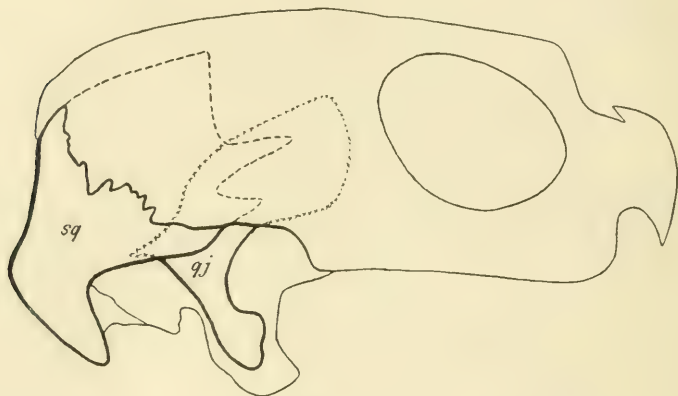


Fig. B.

In den Umriß von Schädel I von *Dermochelys* (s. Taf. 1 Fig. 5) sind die leicht vereinfachten vollständigen Umrisse des Quadratojugales (soweit von außen nicht sichtbar: ××××××) und des Squamosums (soweit von außen nicht sichtbar: -----) nach Schädel III eingezeichnet. Wo diese beiden Knochen übereinander liegen, befindet sich das Quadratojugale innen, das Squamosum außen. 1:3.  
sq Squamosum. qj Quadratojugale.

oberen Teile von der Außenfläche des Schädels verdrängt wurde. Die Überwachsung des Quadratojugales seitens anderer Schädelknochen bei *Dermochelys* ist aber auch bei *Chelonia* angedeutet, denn in der Regel verschwindet bei letzterer der vorderste Teil des Quadratojugales unter dem Jugale (Taf. 8 Fig. 40). So kommt es auch gelegentlich bei *Chelonia* zu einer Trennung von Quadratojugale und Postfrontale durch Jugale und Squamosum, wie es BAUR berichtet hat (1889 b. p. 618, 1890 p. 533). Es liegt also hier kein durchgreifender Unterschied zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* vor.

Die innen gelegene Knochenschuppe des Quadratojugales von *Dermochelys* (Fig. B; auf Taf. 1 Fig. 3 stark verkürzt erscheinend) hat etwa den Umriß eines schräg gestellten Parallelogramms; ihr unterer Längsrand setzt sich in den stark gebogenen Vorderrand des außen sichtbaren unteren Teiles des Quadratojugales fort. Diese Partie ist verhältnismäßig schmal und liegt im wesentlichen dem Processus articularis des Quadratum auf. Seine hintere, median-

wärts umgebogene Fläche bildet nach außen die Fortsetzung der vorderen Fläche des äußeren Cavum tympani im Quadratum. Die Umrandung des ganzen unteren Teiles ist nicht sehr regelmäßig; so ist der äußere obere Rand oft fast nur vom Squamosum und sehr wenig vom Jugale begrenzt (bei II und IV), je nachdem das Squamosum nach vorn verlängert ist oder nicht; der von der untersten Ecke am Processus articularis nach schräg oben ziehende Vorder- rand, der dann zu dem charakteristischen, unter dem Jugale verschwindenden Bogen umbiegt (Taf. 1 Fig. 5), ist mehr oder weniger lang, eingebuchtet oder glatt; die vordere Ecke, von wo der Bogen nach oben zieht, ist mehr oder weniger ausgeprägt.

Das Squamosum (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 4, 5; Taf. 2 Fig. 7, 8, 12 *sq*) von *Dermochelys* bildet wie bei den Cheloniiden, Chelydriden u. a. den hinteren oberen Teil des äußeren Cavum tympani und beteiligt sich darüber mit einer ausgedehnten Knochenplatte an der Schläfen- kappe, wie bei allen stegocrotaphen Schädeln. Als besondere Merkmale für *Dermochelys* wären zu nennen das Zustandekommen einer Verbindung mit dem Jugale und das Fehlen einer solchen mit dem (knöchernen) Opisthoticum (vgl. S. 26). Die Verbindung mit dem Jugale ist durch die Verlagerung des Quadratojugales nach innen zu- stande gekommen. Über diesem (an der Außenseite Taf. 1 Fig. 5) bildet das Hinterende des Jugales eine kurze schuppige Naht mit dem Squamosum, welches außerdem noch einen Fortsatz längs der hintern untern Kante des Jugales nach vorn schiebt, der, wie erwähnt, das Quadratojugale außen mehr oder weniger vom Jugale trennen kann (Taf. 1 Fig. 5). Dahinter wulstet sich der untere Rand des Squamosums in das äußere Cavum tympani von oben her vor.

Nach oben ist die Fläche des Squamosums durch das Post- frontale und am oberen Rande auch durch das Parietale auf den größten Teil seiner Außenfläche überdeckt (S. 50 Fig. B), so daß auf der Oberfläche des Schädels nur der untere und hintere Teil er- scheint, in sehr wechselnder Ausdehnung. Anders liegt die Sache auf der Innenseite, in der Fossa temporalis (Taf. 1 Fig. 3). Hier er- scheint das Squamosum als mächtige Platte (Taf. 5 Fig. 29, 30; Taf. 6 Fig. 31), die den hinteren Teil des Postfrontales und einen Teil des unteren Parietalrandes bedeckt. Die untere Begrenzung geschieht hier durch das Quadratum; die Lücke, die zwischen diesen Knochen bleibt und von der Fossa temporalis in die hintere obere Ecke des äußeren Cavum tympani führt und im Leben von knorplig bleibenden Teilen des Quadratum ausgefüllt wird, wurde erwähnt (vgl. S. 47).



Der freie Hinterrand verläuft unten in einem stumpfen, mehr oder weniger ausgeprägten Höcker, den Processus squamosus (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 4, 5; Taf. 2 Fig. 7, 12 *pr. sq.*). Unter und vor diesem verlängert sich die Fläche, die die Hinterwand des äußeren Cavum tympani bildet, in einen zweiten, nach unten gerichteten Fortsatz. Die zwischen diesen beiden Fortsätzen gelegene Fläche ist etwas konkav und wohl der in den Hinterrand des Cheloniidensquamosums eingegschnittenen Rinne zu homologisieren.

Der Hinterrand des Schläfendachs, den das Squamosum begonnen hat, wird nach der Mediane zu durch das Parietale (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 4, 5; Taf. 2 Fig. 7, 8; Taf. 3 Fig. 17 *par.*) fortgesetzt. Das Parietale von *Dermochelys* hat auf seiner Oberfläche annähernd dieselbe Form wie bei Cheloniiden, nur ist es hinten relativ breiter und vorn ein wenig schmaler, wie schon GERVAIS (1871, p. 203) hervorhebt. Dazu ist die Ausdehnung nach hinten mächtiger als bei allen übrigen Schildkröten mit stegocrotaphem Schädel, wo das Squamosum noch sehr viel weiter zurückgeht als der ganze Hinterrand der Parietalia. Die Beteiligung des medianen Teils der Parietalia an dem Supraoccipitalhöcker, wenn dieser überhaupt unter dem Hinterrande der Parietalia hervortritt, wurde bereits erwähnt (S. 24). Die eigentümliche Ausgestaltung des ganzen Hinterrandes der Parietalia, die mit mehr oder minder ausgesprochener Kante etwas nach unten absinkt, ist schon SCHLEGEL aufgefallen: „Les pariétaux . . . ont leur bord postérieur comme festonné par des nombreux sillons, qui s'étendent jusqu'au sommet de la tête, et offrent par ce plan raboteux un point favorable d'insertion aux muscles moteurs de la tête“ (1838, p. 7). Das letzte trifft indes nicht zu. Am Hinterrand der Parietalia setzt nur die dicke Lederhaut des Nackens (Taf. 2 Fig. 12 *le*) an, aber keine Muskulatur.

Die mediane Naht zwischen den beiden Parietalia ist eine gewöhnliche senkrechte Naht; die übrigen Nähte an Squamosum, Postfrontale und Frontale sind alle mehr oder weniger schuppig; ihr Verlauf im einzelnen ist recht unregelmäßig bei den einzelnen Individuen, namentlich auf der Unterseite, doch bleibt die Grundform immer gewahrt.

An das Supraoccipitale, das sich etwa median auf die halbe Länge der Parietalia unter diese legt, schicken die Parietalia Knochenleisten (Taf. 1 Fig. 3; Taf. 2 Fig. 7, 8 *par.*; auf Taf. 3 Fig. 17 angeschnitten) herab, die sich auch vor dem knöchernen Supraoccipitale fortsetzen, indem sie hier den Knorpel, der das Dach der Gehirnhöhle nach

vorn zu bildet (vgl. S. 103), wie das Supraoccipitale auf eine Strecke weit begleiten. Diese Leisten verlaufen, nachdem sie sich erst etwas genähert haben, um sich dann wieder voneinander zu entfernen, nach oben in das Parietale aus (Taf. 1 Fig. 3). — Die Parietalia von *Dermochelys* zeichnen sich vor allen andern Schildkröten dadurch aus, daß ihnen die Descensus parietales fehlen, wie das BOULENGER zum ersten Male gebührend hervorgehoben hat (1888 b, p. 353). Sie sind bei *Dermochelys* rückgebildet, wie ich schon bemerkt habe; auf die Bedeutung dieser Tatsache für die Beurteilung der Phylogenie von *Dermochelys* werde ich am Schlusse zurückzukommen haben. VAN BEMMELEN (1895, p. 283) erkennt (vgl. S. 46) in den beschriebenen unteren Leisten „Knochenauswüchse“, die als Rudimente der Parietalpfeiler aufzufassen seien. Dies ist auch gewiß in Zusammenhang mit anderen Tatsachen, die für die Reduktion sprechen, anzunehmen. Die Reduktion der Descensus parietales ist jedenfalls recht vollständig.

Die ganze mittlere Partie zwischen den beiden Parietalia vor dem Supraoccipitale erscheint auf der Unterseite als nach außen hin ausgehöhlt, auch da, wo die Leisten, die den Eindruck der Aushöhlung in ihrem Bereiche natürlich verstärken, ganz niedrig werden. An der Stelle, wo die Leisten nach vorn gerade auslaufen, findet sich an der Unterfläche der Parietalia die tiefste Aushöhlung (Taf. 1 Fig. 3 o), der gegenüber der Knochen an der Oberseite etwas nach außen vorgewölbt ist, während davor und dahinter an der Schädelloberfläche seichtere Vertiefungen zu sehen sind. Die ganze Konfiguration erinnert unwillkürlich an ein einstiges Parietalauge, zumal sie sich in entsprechender Lage über dem Gehirn befindet. Eine Bestätigung findet diese Vermutung vielleicht durch das Verhalten des knorpligen Tectum cranii an dieser Stelle (vgl. S. 103). — Eine Verbindung des Parietales kommt nur mit Supraoccipitale, Squamosum, Postfrontale und Frontale zustande.

Beim reifen Embryo von *Dermochelys* wie bei dem von *Chelonia* treffen wir das Temporaldach lange nicht in der Vollständigkeit an wie bei den ausgewachsenen Tieren. Durch einen großen Einschnitt von hinten her sind das Parietale und das Squamosum in ihrer Flächenausdehnung gegenüber den Erwachsenen sehr viel mehr beschränkt. Bei *Dermochelys* wie bei *Chelonia* kommt (wie die Querschnitte zeigen) eine vollständige Schläfendecke erst über der Mitte der Ohrkapsel zum Verschluß (Taf. 5 Fig. 27, 29).

Noch sehr viel unvollständiger als bei den reifen Embryonen von *Chelonia* und *Dermochelys* ist das Schläfendach beim Embryo von

*Chelydra* (vgl. Taf. 10 Fig. 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60), wo es allerdings auch bei den Erwachsenen lange nicht in der Vollständigkeit vorhanden ist wie bei den beiden Seeschildkröten. In der ganzen Occipital- und Labyrinthregion sowie auch in der hinteren Orbitalregion liegen die Parietalia nur in der Umgrenzung der Gehirnhöhle dorsal und seitlich als Descensus parietales; letztere sind bei den Chelydriden stark entwickelt. Erst in der hinteren Orbitalregion, vor der Hypophyse, machen sich Knochenlamellen der Parietalia bemerkbar, die einen Verschluß der Temporalgrube anstreben, zusammen mit den Postfrontalia und Jugalia.

Eingehende Angaben über die starken Differenzen zwischen jungen und ausgewachsenen Chelydriden und auch Angaben für Cheloniiden sowie für einige andere Formen finden sich bei RÜTMEYER (1873, p. 63—76).

Lateral an das Parietale schließt sich das Postfrontale (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 5, 6; Taf. 2 Fig. 7, 8 *pofr*) an, das bei der erwachsenen *Dermochelys* durch seine mächtige Ausdehnung im Schläfendache sehr ins Auge fällt. Beim Embryo ist es beträchtlich schwächer ausgebildet, ebenso wie bei *Chelonia*, und greift vor allem nicht so sehr über das Squamosum nach hinten, so daß es bei diesen von dem eben beschriebenen Einschnitt kaum in Mitleidenschaft gezogen wird.

Das Postfrontale der erwachsenen *Dermochelys* stellt etwa ein schräg gestelltes Rechteck dar, in dessen vordere untere Ecke der obere Hinterrand der Orbita eingeschnitten ist. Vorn trifft das Postfrontale an das Präfrontale und das Frontale, oben an das Parietale, unten an das Jugale, und nach hinten greift es weit über das Squamosum, um auf ihm auszulaufen. Daß es, anders als bei Cheloniiden und Chelydriden, auf der Außenseite des Schädels vom Quadratojugale getrennt bleibt, wurde bei diesem Knochen bereits gesagt. Auf der Unterseite wird das Postfrontale von dem Quadratojugale erreicht, das auch seinen Unterrand bedecken kann. Am meisten aber wird die Fläche des Postfrontales auf der Unterseite durch das Squamosum von hinten her eingeschränkt. Alle Verbindungsnähte des Postfrontales mit anderen Knochen sind schuppig ausgebildet, wenn man auch nirgends eine so breitflächige Schuppenverbindung findet wie zwischen Postfrontale und Squamosum. Daß dadurch zahlreiche Asymmetrien und individuelle Verschiedenheiten in der Umgrenzung des Postfrontales bedingt sind, liegt auf der Hand; alle bleiben aber ohne größere Bedeutung.

Als letzter Knochen des Temporaldaches wäre das Jugale



(Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 5, 6; Taf. 2 Fig. 7, 8 *jug*) zu besprechen, das sich unten an das Postfrontale anschließt. Das Jugale von *Dermochelys* ist von allen Schildkrötenjugalia das einzige, das sich mit dem Squamosum verbindet, wodurch ja das Quadratojugale außen von der Verbindung mit dem Postfrontale abgedrängt wird. Eine Verbindung des Jugales im Vorderrande der Fenestra infraorbitalis mit dem Palatinum und Pterygoid wie bei *Chelonia* und *Chelydra* unterbleibt gänzlich. Das Jugale von *Dermochelys* ist nach vorn nur mit dem Maxillare verbunden, das sich unter dem Jugale mit langem spitzem Fortsatz nach hinten hinzieht. Darüber bildet der Vorderrand des Jugales den unteren hinteren Rand der Orbita. Bezeichnend für den ganzen Schädel ist der scharfe Knick in der Mitte des Unterrandes des Jugales, der von da als Bogen aufwärts zum Quadratojugale und dann wieder gerade nach hinten zieht (Taf. 1 Fig. 5). Das hinterste Ende läuft mehr oder minder spitz auf dem Squamosum aus. Während die Fläche des Jugales außen sehr groß ist, wird der Knochen innen durch das Übergreifen der inneren Schuppe des Quadratojugales und auch durch das Postfrontale stark eingeengt. Wie bei dem vorher besprochenen Knochen zeigen sich wieder durchgängig Schuppennähte, die dieselbe Unregelmäßigkeit in der Umgrenzung bedingen.

Vor die knöcherne Temporaldecke und die Sphenoid- und Labyrinthregion reihen sich die Knochen der Orbital- und Ethmoidalregion. Hier wäre zunächst das Frontale (Taf. 1 Fig. 2, 3, 6; Taf. 2 Fig. 7, 8; Taf. 3 Fig. 17, 18 *fr*) zu nennen, das sich vorn an das Parietale anschließt und außer von diesem noch von Postfrontale und Praefrontale begrenzt wird. In seiner Flächenausdehnung hält das Frontale von *Dermochelys* etwa die Mitte zwischen dem der Cheloniiden und Chelydriden. Es ist im Verhältnis weit größer als bei letzteren; in seiner Form nähert es sich viel mehr dem Frontale der Cheloniiden, bleibt jedoch wesentlich schmaler und wird immer durch eine breite Vereinigung von Postfrontale und Praefrontale von der Umgrenzung der Orbita ausgeschlossen, was bei Cheloniiden entweder nur in geringem Maße der Fall ist oder gar nicht, so daß das Frontale die Orbita erreicht (vgl. BOULENGER, 1890 p. 617, 618).<sup>1)</sup> Die mittlere Naht zwischen beiden Frontalia ist eine gewöhnliche

1) Auch bei den reifen Embryonen von *Dermochelys* wird das Frontale von der Orbita ausgeschlossen, während es in diesem Stadium bei *Chelonia* auf eine ziemliche Strecke an der Umgrenzung der Orbita teilnimmt und diese auch bei *Chelydra* gerade noch erreicht, was beim ausgewachsenen Schädel wahrscheinlich nie der Fall ist.

senkrechte Naht, wie die Mediannaht der Parietalia; die übrigen Nähte kommen an dem sehr dicken Knochen mit sehr unregelmäßig buchtigen Flächen zustande. Die Umgrenzung ist in den Einzelheiten sehr unregelmäßig. Wenn GERVAIS (1872, p. 203) von dem Pariser Schädel sagt: „Le bord supérieur . . . ne forme pas comme chez les Chelonées, un angle droit, dont les deux lignes touchent, l'une le pariétal correspondant, l'autre le frontal postérieur“, so trifft das durchaus nicht überall zu, denn bei I findet sich dieser „rechte Winkel“ beiderseits, bei II rechts usw.

Die Unterseite der Frontalia (Taf. 1 Fig. 3) zeichnet sich dadurch aus, daß von jedem Frontale ein Wulst nach unten vorragt; im vorderen Teil, von den Vertikalplatten der Praefrontalia ab, biegen die Frontalia wieder mit ihrer Fläche zwischen den Platten etwas in die Höhe, nach vorn spitz auslaufend. Die Wülste entsprechen scharfen Leisten auf der Unterseite der Frontalia von Cheloniiden und Chelydriden. In der Vertiefung zwischen ihnen, die die ähnliche Bildung der Parietalia fortsetzt, verlaufen die Lobi olfactorii; ein Hohlraum für sie, das Vorderende des Cavum cranii, kommt durch die später zu besprechenden knorpligen Plana suprasedalia zustande.

Hervorzuheben wäre noch, daß das Frontale von *Dermochelys* eine enorme Dicke erreicht (Taf. 3 Fig. 17, 18); so mißt man bei III (Taf. 2 Fig. 7, 8) an der dicksten Stelle in der Höhe der praefrontalen Vertikalplatten in der Mediannaht eine Dicke von 28 mm bei einer Gesamtlänge der oberen Mediannaht von 80 mm.

Das Praefrontale (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 4, 5; Taf. 2 Fig. 7; Taf. 3 Fig. 17, 18 *prfr*) von *Dermochelys* ist einmal gegenüber dem der Cheloniiden ausgezeichnet durch die breite Verbindung mit dem Postfrontale und dann gegenüber Cheloniiden und Chelydriden durch die außerordentlich kurze Mediannaht zwischen beiden Praefrontalia vor den Frontalia. Bei den Embryonen (A, B, WAGLER, 1830, tab. 1 fig. 25; GERVAIS, 1872, p. 220, tab. 8 fig. 1 b) ist eine Verbindung beider Praefrontalia überhaupt noch nicht zustande gekommen. Das Praefrontale begrenzt wie gewöhnlich bei Schildkröten den vorderen oberen Teil des Orbitarandes und die obere Hälfte der äußeren knöchernen Nasenöffnung, wo es unten an das Maxillare grenzt. Die vertikalen Platten (Taf. 1 Fig. 1, 3, 4, 5, 6; Taf. 3 Fig. 18 *prfr'*) der Praefrontalia, die sich als Scheidewand zwischen Augen- und Nasenhöhle nach dem Gaumen herunterziehen, haben in ihrer ganzen Form große Ähnlichkeit mit denselben Teilen der Praefrontalia bei

den Cheloniiden, jedoch bleibt der Zwischenraum zwischen ihnen bei *Dermochelys* breiter als bei *Chelonia*. Auch sind die unteren medianen Ecken der Vertikalplatten weit vom Palatinum entfernt und verbinden sich nie mit dem Vomer, mit welchen Knochen ja bei den Cheloniiden immer ein Kontakt zustande kommt. Der Vomer schickt den genannten Ecken zwar zwei Fortsätze entgegen, die ganz augenscheinlich eine Verbindung anstreben; doch ist eine solche bei den macerierten Schädeln nirgends vorhanden, wenn die Knochen sich auch meist recht nahe kommen. Am nicht macerierten Schädel füllt Bindegewebe diese Lücke. Der Zwischenraum zwischen beiden Vertikalplatten erweitert sich nach oben stetig, aber ohne eine ausgesprochene Erweiterung für die Lobi olfactorii zu zeigen wie etwa bei Chelydriden. Oben ist dieser Raum durch die erwähnten, an der Unterseite der Praefrontalia spitz zulaufenden Vorderenden der Frontalia wagrecht begrenzt. Der untere freie Rand beider Vertikalplatten der Praefrontalia ist nach oben ausgebuchtet; er ist der obere Umgrenzung des Foramen nasopalatinum (s. SIEBENROCK, 1897, p. 278) zu homologisieren, eines Foramens, von dem am *Dermochelys*-Schädel nur deshalb nicht gesprochen werden kann, weil es mit dem großen Hohlraum für das Geruchsorgan und der inneren Nasenöffnung am trocknen Schädel vollständig zusammenfließt.

Hervorzuheben wäre noch, daß die Umgrenzung des Praefrontales von *Dermochelys*, an der sich also nur Postfrontale, Frontale und Maxillare beteiligen, im einzelnen sehr unregelmäßig ausgestaltet ist, namentlich die Grenzen der Verbindung mit dem Maxillare.<sup>1)</sup>

Nasalia treten bei *Dermochelys* nicht auf; die Angabe für einen Fötus bei GERVAIS (1872, p. 220), auf die sich wohl auch SIEBENROCK (1897, p. 281) bezieht: „Les frontaux antérieurs sont séparés en avant par un petit cartilage représentant les cartilages du nez“, ist mir nicht recht verständlich. Nach GERVAIS' Zeichnung (l. c. tab. 8 fig. 1b) müßten paarige Knorpel vorn zwischen beiden Praefrontalia isoliert vor den Frontalia liegen. Auf den Schnitten durch den Kopf eines ähnlichen Embryos zeigt sich nun, daß die Praefrontalia des Embryos zwar, wie erwähnt, noch getrennt sind, aber durch Knochenlamellen des Frontales, die sich namentlich unten zwischen die Praefrontalia vorschieben. Paarige Knorpelstücke können hier nicht liegen; die Knochenlamellen sind in dichtes Bindegewebe eingebettet, unter dem sich das einheitliche Dach der

---

1) Vgl. a. S. 59 Anm.



knorpligen Nasenkapsel erstreckt, und wenn solche Knorpelstücke auch vorhanden wären, so könnten sie doch nichts mit den Nasalia zu tun haben, da diese nicht knorplig präformiert werden. — Die mediane Vereinigung der Praefrontalia vor den Frontalia tritt erst in höherem Alter ein; auch am erwachsenen Schädel zeigt sich noch, daß die Mediannaht vorn oben nicht ganz vollständig ist, sondern daß hier immer eine stark wulstige Lücke bleibt (bei I, II, III, IV), die noch Reste von Bindegewebe zeigt.

Das Maxillare (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 5, 6; Taf. 2 Fig. 7, 8 *max*) von *Dermochelys* ist wie auch das Maxillare der übrigen Schildkröten nach drei Richtungen besonders ausgedehnt. Nach unten von dem eigentlichen Körper des Knochens, der den Unterrand der Orbita bildet, geht für die ganze Länge des Maxillares der Processus alveolaris, medialwärts, als Teil des Munddachs, der nicht ganz so lange Processus palatinus und vorn, außen an den Vertikalplatten des Praefrontales, zieht der Processus praefrontalis aufwärts. Der Processus alveolaris zeigt in seinem vorderen Teile eine tiefe Einbuchtung. Diese verleiht dem *Dermochelys*-Schädel zusammen mit dem davor nach unten gehenden Vorsprung, der vom Vorderende des Processus alveolaris und dem Intermaxillare gebildet wird und nach SCHLEGEL's nicht ganz untreffendem Vergleich eine Art Caninus darstellt, ein sehr charakteristisches Gepräge. Nach hinten verläuft der Processus alveolaris unter dem Jugale; seine Außen- sowie seine Innenseite weisen zahlreiche Poren für Gefäße usw. auf. Die untere Kante ist mehr oder weniger gebogen und bildet den zugeschärften Kiefferrand; merkwürdigerweise gibt SCHLEGEL an, die Kiefer von *Dermochelys* seien ohne Hornscheiden; solche sind aber sowohl an Maxillare und Intermaxillare wie am Unterkiefer entwickelt, zwar sehr viel dünner als etwa bei Cheloniiden von entsprechender Größe, aber doch sehr hart und mit scharfem Rande.

Der Processus palatinus des Maxillares von *Dermochelys* erstreckt sich vom Körper des Knochens nach innen, als kräftige Knochenleiste von individuell wechselnder, aber nie sehr großer Ausdehnung im Munddache. Bei *Dermochelys* endet der Processus palatinus hinten, im Vorderrande der Fenestra infraorbitalis, frei, während er bei Cheloniiden durch das Jugale, das hinter ihm medialwärts zum Pterygoid greift, davon getrennt wird; bei Chelydriden erreicht der Processus palatinus den Rand der Fenestra infraorbitalis gerade noch, und über seinem Hinterrande verbinden sich Jugale und Pterygoid. Der Processus palatinus bildet den äußeren Teil des

Bodens der Augen- und Nasenhöhle, beteiligt sich aber bei *Dermochelys* am Boden der Nasenhöhle verhältnismäßig weniger als bei Cheloniiden, da sein Vorderende sehr schmal wird. Auf der Gaumenseite, in der Umrandung der Choanen, legen sich von innen an den Processus palatinus von hinten her das vorn auf seiner lateralen Seite lang ausgezogene Palatinum und von vorn her der untere Seitenfortsatz am Vorderende des Vomers, die sich nach DOLLO's feiner Beobachtung (1903, p. 30) vereinigen und das Maxillare von der Umgrenzung der Choanen ausschließen. Für die Richtigkeit dieser Beobachtung spricht eine oft sehr ausgeprägte Rinne im vordersten Rande des Processus palatinus des Maxillares, wo anscheinend das gewöhnlich durch Präparation verlorene dünne Vorderende des Palatinums gelegen hat. Bei der Besprechung des Palatinums komme ich hierauf zurück (S. 63).

Nach oben zieht der dritte Processus des Maxillares, der Processus alveolaris, der außen an den Vertikalplatten der Praefrontalia gelegen ist. Er bildet den vorderen Rand der Orbita fast vollständig, sowie den schräg nach vorn unten ziehenden Rand der äußeren knöchernen Nasenöffnung zwischen Intermaxillare und Praefrontale.

Nach einer Angabe von BOULENGER (1889, p. 8) finden sich an einem *Dermochelys*-Schädel des Britischen Museums fast völlig gesonderte Lacrimalia, eine Angabe, die VAN BEMMELEN (1896, p. 332), der höchstwahrscheinlich denselben Schädel gesehen hat, bestätigt, aber auch dahin einschränkt, daß das fragliche Knochenstück nur einseitig zwischen Praefrontale und Maxillare liegt. Da ein Lacrimale bei rezenten Schildkröten sonst nicht bekannt ist<sup>1)</sup> und auch die

---

1) Ein Lacrimale haben wir bei Schildkröten jedenfalls in dem Praefrontale, da GAUPP (1910a) nachgewiesen hat, daß das Lacrimale der Säuger dem bisher bei Sauropsiden als Praefrontale bezeichneten Knochen homolog ist und nicht dem Skeletstück, das bei Crocodilen und manchen Sauriern als Lacrimale bezeichnet wird; dieses will GAUPP als Adlacrimale bezeichnen. Ich habe in der vorliegenden Arbeit nur aus praktischen Gründen einstweilen die alte Bezeichnung Praefrontale bei Schildkröten beibehalten. — Ein Lacrimale beschreibt auch O. P. HAY (1908, p. 89/90 und in einer vorhergehenden, mir aber unzugänglichen Arbeit in Bull. Amer. Mus. nat. Hist., Vol. 21, p. 139, New York 1905) bei einer fossilen Schildkröte, der Baenide *Chisternon*. Es entspricht der Lage nach einer losgelösten Vertikalplatte des Praefrontales und dürfte mit dem Lacrimale alter Deutung (Adlacrimale GAUPP) bei Sauriern und Crocodiliern nichts zu tun haben. — Das Praefrontale von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* ist schon beim reifen Embryo völlig einheitlich.

Lagebeziehungen nicht für ein solches sprechen, so halte ich es wohl für möglich, daß es sich nur um ein zufällig losgetrenntes Knochenstück handelt, analog den Worm'schen Knochen beim Menschen.

Der Oberkiefer wird nach vorn vollendet durch die Intermaxillaria (Taf. 1 Fig. 1, 2, 3, 5, 6; Taf. 3 Fig. 17, 18 *imax*), die durch ihre eigentümliche Gestalt bei *Dermochelys* einen sehr charakteristischen vorderen Abschluß des Schädels bilden. Die Intermaxillaria verlängern entweder die Außenfläche der Maxillaria (I und II), oder sie gehen mehr gerade nach vorn, so daß zwischen Maxillaria und Intermaxillaria ein stumpfer Winkel entsteht (IV, V), der auch an den Schädeln der Embryonen sehr markant zutage tritt, wie die Abbildungen von GERVAIS, GRAY und WAGLER zeigen. Bezeichnend für den *Dermochelys*-Schädel ist auch die nach oben in die äußere knöcherne Nasenöffnung vorspringende Verlängerung der Intermaxillaria, die, genau in der Mitte, auch bis zu ihrer Spitze von der Mediannahrt zwischen beiden Intermaxillaria durchzogen wird. Diese Knochenspitze ist meist etwas nach hinten gerichtet, geht aber auch manchmal gerade nach oben (IV); am nicht macerierten Kopfe (VII) wird sie in keiner Weise von außen bemerkbar. Die unteren Ränder der Intermaxillaria, die die Alveolarkante der Maxillaria nach vorn zum Abschluß bringen, bilden zusammen eine starke, nach oben gerichtete Einbuchtung; die Seitenteile beteiligen sich dabei auch noch an dem medianen vorderen Teil der erwähnten, hauerartigen Vorsprünge der Maxillaria. Nach hinten zu ziehen die Intermaxillaria mit ihren Gaumenfortsätzen (Taf. 1 Fig. 2, Taf. 3 Fig. 17 *imax*) nach dem Vomer hin, auf den sie sich auflegen. Ehe sie aber den Vomer erreichen, lassen sie oben eine Lücke (Taf. 1 Fig. 2 *h*) zwischen sich; diese erweitert sich nach unten zwischen den Intermaxillaria, dem verbreiterten Vorderende des Vomers und auch den Vorderenden des Processus alveolaris der Maxillaria zu einer nach unten geöffneten trichterförmigen Höhlung (Taf. 1 Fig. 1, 3 *gd*; auf Taf. 3 Fig. 17, 18 sagittal durchschnitten), die die stark nach oben vorspringende Symphysenpartie der Dentalia bei geschlossenem Munde aufnimmt. Die Lücke zwischen der oberen Mediannahrt der Intermaxillaria ist beim lebenden Tiere bindegewebig geschlossen. Hinter ihr bilden beide Intermaxillaria, wo sie auf der Dorsalfläche des Vomers liegen, noch einmal eine kurze Sutura, bis sie zwischen den divergierenden Vorsprüngen des Vomers, den Vertikalplatten der Praefrontalia gegenüber, endigen. — Auf der Gaumenseite treten die Intermaxillaria bloß in der vorderen und lateralen Umrahmung



der trichterförmigen Höhlung auf. Unerklärlicherweise zeichnet GERVAIS (1872, tab. 5 fig. 2), obwohl sein Text die Sache richtig (1872, p. 205) darstellt, das Intermaxillare auch hinter dieser Höhlung, in der vorderen Umrandung der Choanen zwischen Maxillare und Vomer, während sich in Wirklichkeit der Vomer hier mit seinen seitlichen vorderen Fortsätzen von unten auf das Intermaxillare auflegt und lateral mit dem Maxillare, bisweilen auch mit (vgl. S. 59, 63) der vorderen Spitze des Palatinums, welche dem Maxillare anliegt, in Verbindung tritt, so daß das Intermaxillare an der Umgrenzung der Choanen nicht teilnehmen kann. Unglücklicherweise hat sich FUCHS (1907) gerade auf diese Zeichnung von GERVAIS gestützt, obwohl er den Zwiespalt zwischen Figur und Text erkannte, und darauf die Behauptung gegründet, *Dermochelys* weise unter den Schildkröten den primitivsten Bau des Gaumens auf, der sich direkt an den von *Sphenodon*, wo die Choanen unmittelbar an dem Intermaxillare liegen, anschlüsse. Ich werde auf diese Frage nach Abhandlung der übrigen zum Gaumen gehörigen Knochen zurückkommen. Hinzuzufügen wäre hier noch, daß bei *Dermochelys* wie bei den Cheloniiden das Foramen incisivum (SIEBENROCK = Foramen praepalatinum SEYDEL, 1896, p. 456) fehlt, während es bei den Chelydriden vorhanden ist.

Durch dieses Foramen zieht bei *Chelydra* ein Ast des Ramus medialis vom Nasenaste des Trigemini nach hinten und unten, der über dem Foramen durch das Foramen praepalatinum der knorpeligen Nasenkapsel aus dieser herausgelangt.<sup>1)</sup>

Der wie bei allen Schildkröten unpaare Vomer (Taf. 1 Fig. 1, 3; Taf. 3 Fig. 17, 18 *vo*) von *Dermochelys* schließt mit seinen vordern

1) Auffallenderweise finde ich im Kopfe des reifen *Chelonia*-Embryos anscheinend denselben Nervenast durch das Intermaxillare auf die Gaumenseite treten; wir hätten also hier ein Foramen incisivum, das sich übrigens mit voller Sicherheit nur auf der einen Seite des Kopfes konstatieren läßt. Es wäre möglich, das damit ein oben auf dem Intermaxillare aller mir vorliegenden mehr oder weniger ausgewachsenen *Chelonia*-Schädel paarig auftretende kleine Öffnung in Beziehung stehen könnte, von der ein enger Kanal in den Knochen hineinfließt, aber nach vorn unten. Sein Verlauf ließ sich mit der Sonde nicht feststellen und ebensowenig eine sichere untere Öffnung für ihn, da die Unterseite der Intermaxillaria mit Poren für kleine Gefäße etc. dicht besetzt ist. — Bei *Dermochelys* findet sich nichts Ähnliches, auch beim Embryo nicht. — Mir erscheint indessen eine Homologisierung des fraglichen Kanals bei der erwachsenen *Chelonia* mit dem Foramen incisivum der *Chelydra* kaum zulässig, und die obige, auch von SIEBENROCK mitgeteilte Meinung, daß (ältere) Cheloniiden kein Foramen incisivum besitzen, scheint zu Recht zu bestehen.

Querfortsätzen, wie gesagt, das Intermaxillare von der Umgrenzung der Choanen aus. Diese Querfortsätze werden nach DOLLO (1903, p. 30) von den lateralen Fortsätzen der Palatina erreicht. Die vordere Fläche des Vomers ist die Hinterwand der Höhlung für die Spitze des Unterkiefers (Taf. 1 Fig. 1, 3 *gd*). Dahinter trennt die vordere Hälfte des langgestreckten Knochens die Choanen voneinander; diese sind am Schädel außerordentlich groß, und da sie ja weit vorn liegen, kann man vom Gaumen aus durch innere und äußere Nasenöffnung zugleich durchsehen (Taf. 1 Fig. 1). In seiner hinteren Hälfte scheidet der Vomer die Palatina (Taf. 7 Fig. 35) und endigt dann an den Pterygoiden. Diese drei Knochen sind hier durch breite Knochenlamellen vernietet, und es kann vorkommen (V), daß die obere Lamelle des Vomers auch noch beide Pterygoide auf der Oberseite trennt und das Rostrum parasphenoidale erreicht. Daß nach den Vertikalplatten der Praefrontalia zustrebende Fortsätze (Taf. 1 Fig. 1, 3 *vpf*) vorhanden sind, ohne diese aber zu erreichen, wurde bereits bei den Praefrontalia gesagt und ebenso, daß die Intermaxillaria sich mit ihren Gaumenfortsätzen (Taf. 1 Fig. 2 *imax'*) von vorn auf den Vomer legen. Nach unten ist der Vomer in seiner vorderen Hälfte zu einer Leiste zugespitzt, in der wir der ganzen Form nach eine rudimentäre Pars descendens sehen dürfen. Bei den Embryonen zeigt es sich auf Querschnitten, daß der Vomer in seinem vorderen Teile aus einer rechten und einer linken Deckknochenlamelle gebildet ist; im hinteren Teile aber besteht er aus paarigen, bilateral symmetrisch angeordneten Lamellen (Taf. 7 Fig. 35), und auf die Bilateralität in der Anlage des Knochens dürften auch die paarigen Lamellen in der vorderen Vomerhälfte zurückzuführen sein; es erscheint mir fraglich, ob diese paarige Entstehung als Beweis für eine ursprüngliche Paarigkeit des Vomers angeführt werden kann.

Als letzter Knochen des Munddachs von *Dermochelys* ist schließlich noch das Palatinum (Taf. 1 Fig. 1, 3; Taf. 2 Fig. 7, 8, 9; Taf. 3 Fig. 18 *pal*) zu besprechen. Es zeichnet sich vor dem der Cheloniiden und Chelydriden dadurch aus, daß sein Hinterrand größtenteils frei ist, wie bereits GERVAIS (1872, p. 205) mit BAUR (1889, p. 188) betonten, und einen Teil des Vorderrandes der Fenestra infraorbitalis bildet, wodurch Maxillare und Pterygoid voneinander getrennt bleiben. Übereinstimmend mit Cheloniiden ist das Fehlen des Foramen palatinum posterius, daß sonst überall bei Schildkröten vorkommt. Auf GRAY's Abbildung eines Embryoschädels (1869, p. 224) ist ein solches gezeichnet; ich kann nirgends etwas davon

finden, und auch GERVAIS und WAGLER geben für die Embryonen nichts darüber an.

Das Palatinum von *Dermochelys* ist lateral begrenzt von dem Processus palatinus des Maxillares und medial von Pterygoid und Vomer. Die Verbindung geschieht, namentlich mit den letzteren Knochen, durch Schuppennaht. Nach vorn bildet das Palatinum den Hinterrand der Choanen und umschließt diese auch lateral mit dem langen schmalen Fortsatz, der sich am Processus palatinus des Maxillares nach vorn zieht. Dieser erreicht, wie schon erwähnt, nach DOLLO den Querfortsatz am Vorderende des Vomers mit einer feinen Spitze, die bei den Schädeln, die GERVAIS, BOULENGER und VAN BEMMELEN abbilden, bei der Präparation verloren gegangen sein soll. Auch bei den mir vorliegenden macerierten Schädeln fehlt die Verbindung des Palatinums mit dem Vomer durchgängig, aber es findet sich tatsächlich überall am Vorderende des Palatinums eine Bruchfläche, die darauf schließen läßt, daß der Knochen noch weiter gehen muß, und außerdem spricht für diese Fortsetzung die Rinne im Processus palatinus des Maxillares (S. 59); nur bei II machen hier einige Knochenhöcker zwischen Vomer und Palatinum diese Verbindung an dem Vorderrande der Choanen unwahrscheinlich. Die Beobachtung DOLLO's wird außerdem von O. P. HAY (1908, p. 15) bestätigt. Bei VII erreicht, nach einem Präparate der rechten Seite, das Palatinum den Vomer nicht, doch ist zu beachten, daß dieser Schädel von einem noch nicht ausgewachsenen Tiere stammt. Auch bei den Embryonen findet sich auf den Querschnitten diese Verbindung (noch) nicht. Ein sekundärer Gaumen, wie er bei den Cheloniiden in so starker Ausbildung durch das Zusammentreten der Gaumenplatte des Vomers und der Palatina entwickelt ist, fehlt bei *Dermochelys*.

Wir haben nun kurz die Frage zu erörtern, ob wir in dem Gaumen von *Dermochelys* ein primär einfaches Munddach vor uns haben und damit ein primitives Verhalten von *Dermochelys* oder ob hier sekundäre, durch Rückbildung veränderte Verhältnisse vorliegen. Letztern Standpunkt vertritt VAN BEMMELEN (1896), indem er auf eine faltenartig, medianwärts gerichtete Kante aufmerksam macht, die auf dem Palatinum von *Dermochelys* immer deutlich heraustritt (Taf. 1 Fig. 1 *pal. k*) und die er als Rest einer rückgebildeten Bodenplatte der Nasenhöhle deutet. Ebenso ist DOLLO (1903) der Ansicht, daß bei *Dermochelys* Rückbildung eines sekundären Gaumens vorliegt; ein Rest dieser Bildung ist ihm die Verbindung von Vomer und Palatinum vor der Choane, während bei primitivem Verhalten,



bei *Sphenodon*, die Choane vorn unmittelbar an das Intermaxillare und lateral an das Maxillare anstößt. Beide Gründe sind auch nach meiner Meinung für die Auffassung, daß der Gaumen von *Dermochelys* von einem Gaumen ähnlich dem der Cheloniiden herzuleiten sei, sehr schwerwiegend. Und wenn man auch annimmt, daß die von DOLLO beobachtete Berührung von Vomer und Palatinum am Vorderrande der inneren Nasenöffnung nicht immer stattfindet und das Maxillare ebenfalls an der Begrenzung der Choane teilnimmt, so bleibt doch die laterale Begrenzung der Choanen durch das Palatinum, welche man aus dem primitiven Verhalten bei *Sphenodon* nicht gut ableiten kann. Dazu kommt, daß man wahrscheinlich in der unteren Crista des Vomers eine rudimentäre Pars descendens und in seiner vorderen Verbreiterung den Rest einer Basalplatte des Vomers zu erblicken hat. Außerdem veranlassen mich weitere Befunde an der Nase, VAN BEMMELEN's und DOLLO's Auffassung anzunehmen; ich werde darauf zurückzukommen haben.

Die Ansicht, daß der Gaumen von *Dermochelys* primär einfach und primitiv sei, vertritt FUCHS (1907 a). Er hält den Gaumen von *Dermochelys* für den allerprimitivsten Schildkrötengaumen, der sich direkt an den von *Sphenodon* anschliesse. Diese Annahme ist, wie wir schon sahen (S. 61), dadurch, daß sie sich auf eine gerade in dem hier wichtigsten Punkte fehlerhafte Abbildung von GERVAIS (1872, tab. 5 fig. 2) stützt, nichtig. Die wichtigen Angaben von VAN BEMMELEN (1896) und DOLLO (1903) sowie die richtigen und klaren Abbildungen von ersterem Autor und von BOULENGER hat FUCHS anscheinend nicht gekannt. Auch ist das Munddach bei *Dermochelys* nicht ganz flach, gleich dem von *Sphenodon*, wie das FUCHS annimmt, sondern es ist eine deutliche, wenn auch wenig tiefe Fossa nasopharyngea vorhanden, zu deren Zustandekommen die von VAN BEMMELEN zuerst hervorgehobenen Falten der Palatina an erster Stelle beitragen.

Nach allem schließe ich mich der Ansicht von VAN BEMMELEN und DOLLO in bezug auf den Gaumen von *Dermochelys* vollkommen an. Der Gaumen von *Dermochelys* ist allem Anschein nach nicht primär einfach, sondern es liegt Rückbildung vor aus einem Zustande, wie ihn etwa die Cheloniiden heute typisch aufweisen. Damit soll nicht gesagt sein, daß die Vorfahren von *Dermochelys* einen sekundären Gaumen in der Ausdehnung wie bei den heutigen Cheloniiden besessen hätten. Die Rückbildung des sekundären Gaumens ist bei *Dermochelys* heute so weit vorgeschritten, daß die sekundären

inneren Nasenöffnungen an den Platz der primären (*Sphenodon*) nach vorn gerückt sind. Warum dies bei *Dermochelys* im Laufe der Entwicklung eingetreten ist, wird sich schwer erklären lassen. DOLLO (1903) konstatiert, daß eine kurze Unterkiefersymphyse mit Vorderlage der inneren Nasenöffnungen zusammen auftritt, wie z. B. bei *Dermochelys*; erstere hängt nach DOLLO von der Art der Nahrung ab, die bei *Dermochelys* aus weichen Meerestieren und -pflanzen besteht (vgl. VAILLANT, 1896).

*Dermochelys* weist also im Gaumen hoch spezialisierte Verhältnisse auf. Dagegen zeigen die Chelydriden in ihrem winzigen sekundären knöchernen Gaumen wahrscheinlich ein primäres Verhalten, wie dies auch DOLLO (1903, p. 29) und FUCHS (1907a, p. 432) annehmen. Jedoch wird am nicht macerierten Kopfe von *Chelydra* ein ziemlich großer sekundärer Gaumen dadurch erreicht, daß ein weicher sekundärer Gaumen den knöchernen nach hinten fortsetzt; von einem solchen aus hat sich wohl bei anderen Familien ein größerer knöcherner sekundärer Gaumen, als er bei den hier primitiven Chelydriden vorhanden ist, herausgebildet. Bei *Dermochelys* finde ich keinen weichen Gaumen (Taf. 7 Fig. 36), wie dies auch unserer Auffassung vom Gaumen dieser Form nach der Fall sein muß; denn wenn ein knöcherner sekundärer Gaumen rückgebildet wird, so erleidet ein vielleicht damit verbundener weicher Gaumen selbstverständlich vorher daselbe Schicksal.

Der Unterkiefer von *Dermochelys* (Taf. 1 Fig. 6; Taf. 2 Fig. 15, 16) ähnelt in seiner Gesamtform ziemlich dem der Chelydriden und nicht dem der Cheloniiden, deren breite, in der Mitte geteilte und seitlich ausgefurchte Kaufläche hier nicht vorhanden ist. Namentlich *Dermochelys* weist sehr zugespitzte Kiefernänder auf, die nach vorn in die von allen Autoren als charakteristisch hervorgehobene Spitze auslaufen; die ganze schneidende Kante ist mit einer dünnen Hornscheide bedeckt (s. S. 58).

Wenden wir uns nun zur Betrachtung der Elemente des Unterkiefers (bei der [mit Ausnahme der Goniales] auch SIEBENROCK's Nomenklatur benutzt wird), so muß zunächst erwähnt werden, daß schon GERVAIS ein verknöchertes Articulare am Unterkiefer vermißte (1872, p. 207). Die Gelenkfläche für den Processus articularis des Quadratum wird in der Tat nur durch das verbreiterte hintere Ende des MECKEL'schen Knorpels gebildet, der am Unterkiefer von *Dermochelys* in mächtiger Ausdehnung erhalten bleibt;

lateral wird die Gelenkfläche noch durch das Supraangulare (Taf. 1 Fig. 6; Taf. 2 Fig. 15, 16 *sang*) verbreitert.

Der medialen Fläche des hinteren Teiles des MECKEL'schen Knorpels liegt eine ziemlich dünne, dreieckige Knochenschuppe an. Diese entspricht ihrer Lage nach vollständig demjenigen Knochen des Schildkrötenunterkiefers, den BAUR (1896, p. 411) als Angulare gedeutet hat. Der Knochen ist aber dem von CUVIER (1824) bei Crocodiliern, Eidechsen und Schildkröten als Angulare bezeichneten Knochen nicht homolog. Dies hebt bereits SIEBENROCK (1897, p. 313) hervor, und er bezeichnet den Knochen wie CUVIER (1824) als Operculare (Spleniale OWEN). Auch diese Bezeichnung ist unzutreffend, wenn man die Lage des Knochens weit hinten am MECKEL'schen Knorpel mit der Vorderlage des Operculares (CUVIER) bei Crocodiliern oder Eidechsen vergleicht und für letzteres an dem Terminus „Operculare“ festhält. Diesem Operculare entspricht wohl bei Schildkröten das von BAUR (1895) für einige Chelydiden beschriebene Praespleniale (Praeoperculare SIEBENROCK, 1897). Der bisher bei Schildkröten als Operculare (CUVIER, SIEBENROCK) bezeichnete Deckknochen fehlt den Crocodiliern wahrscheinlich; bei Eidechsen wird er angelegt und erreicht eine ziemliche Größe, verschmilzt aber sehr früh mit dem Articulare (BAUR, 1895, p. 412; KINGSLEY, 1905, p. 61; GAUPP, 1905b, p. 775). Bei den Schildkröten und ebenso bei *Sphenodon* (BAUR, 1895, p. 412) bleibt er zeitlebens selbständig. Der Knochen wurde bereits von WILLISTON (1903, p. 30) richtig erkannt und für ihn der Name Praearticulare vorgeschlagen, KINGSLEY nannte ihn (Februar 1905) Dermarticulare, und GAUPP unabhängig davon (September 1905) Postoperculare, später aber (1908) Goniale. *Dermochelys* hat also wie wohl alle Schildkröten zeitlebens ein selbständiges Goniale.<sup>1)</sup> Es legt sich unten an eine gleich zu besprechende Spange an und oben an den Rand des verbreiterten Hinterendes des Supraangulares. An beiden Stellen ist das Goniale nur durch eine schwache bindegewebige Verbindung befestigt, so daß der Knochen bei der Präparation leicht abfällt.

Ein gesondertes Coronoid ist nicht vorhanden, wie ebenfalls GERVAIS schon konstatierte (Complémentaire GERVAIS, 1872,

1) Ich setze den Namen „Goniale“ nachträglich für „Dermarticulare“, den Terminus, den ich ursprünglich gebrauchen wollte, da ich die Gründe, die GAUPP neuerdings (1911, in: Anat. Anz., Vol. 39, p. 126) gegen diese Bezeichnung anführt, anerkennen muß.



p. 207). Der schwach ausgebildete Coronoidhöcker wird nur durch das Dentale und median auch durch das Supraangulare gebildet.

Letzterer Knochen zeigt in seinen Umrissen gegenüber dem der Cheloniiden und Chelydriden manches Eigentümliche. Er bildet den ganzen, verhältnismäßig steil gestellten Hinterrand des Unterkiefers. Auf der Außenseite greift er spitz dreieckig in das Dentale hinein (Taf. 2 Fig. 15 *sang*), nach innen liegt er an dem MECKEL'schen Knorpel, den er als dünne Knochenlamelle nach vorn bis etwa in die Hälfte der ganzen Unterkieferlänge begleitet (Taf. 2 Fig. 16). Am Hinterrande ist das Supraangulare nach oben stark verbreitert und bildet, wie gesagt, den lateralen Teil der Unterkiefergelenkfläche. Unter dem Supraangulare, ebenfalls nach außen von dem MECKEL'schen Knorpel, liegt das Angulare (Taf. 2 Fig. 15, 16 *ang*), das einen kurzen Teil des hinteren Unterrandes vom Unterkiefer bildet und hinten auf der Außenfläche nur wenig unter dem Supraangulare zutage tritt. Wie das Supraangulare zieht es unter diesem als kurze Knochenlamelle nach vorn, zusammen mit ihm den hinteren Teil des vom Dentale gebildeten Sulcus cartilaginis Meckelii auskleidend. Nach der Mediane zu findet sich bei I rechts auf der Lamelle des Angulare eine schlanke Knochenspange, die an einer Stelle zwischen sich und der eigentlichen Lamelle (Taf. 2 Fig. 16 *la*) eine Lücke, einen kurzen, fast senkrechten Kanal freiläßt. Diese Spange ist bei I links und II beiderseits auch angelegt, geht aber nicht so weit vor wie bei I rechts, so daß der kurze Kanal vorn nicht geschlossen wird. Auch bei V finden sich beiderseits Andeutungen der Spange in Gestalt stumpfer Längswülste auf dem Angulare, deren Vorderende die Hinterwand des Kanals markiert. Durch diesen Kanal zieht ein Ast des Ramus mandibularis n. trigemini, der von oben her über die verbreiterte Fläche des Supraangulares eintritt, lateral am MECKEL'schen Knorpel herzieht und dann durch den Kanal (bzw. Sulcus) in die untere Partie des Unterkiefers gelangt.

Der mächtigste Knochen des Unterkiefers ist das Dentale (Taf. 1 Fig. 6; Taf. 2 Fig. 15, 16 *dent*), das vorne die charakteristische Spitze in die Höhe schickt; diese ist meist leicht nach hinten gekrümmt, oder aber sie steigt gerade aufwärts wie bei IV. Die eigentliche Symphyse des Unterkiefers ist, wenn man diese Spitze nicht mitrechnet, ziemlich kurz, was nach DOLLO (1903, p. 29) mit der Art der Ernährung von *Dermochelys* zusammenhängt. In der Regel findet sich keine Spur einer Naht der Dentalia, auch bei

den reifen Embryonen nicht. Um so auffallender ist es, daß nach BOULENGER (1889, p. 9) an einem erwachsenen Schädel des Britischen Museums eine mediane Sutura persistiert. — Auf seiner Außenseite weist das Dentale zahlreiche Poren auf, für Gefäße usw.; nach innen bildet es den Sulcus cartilaginis Meckelii, der hinten von Angulare und Supraangulare austapeziert ist und nach vorn mehr flach verläuft als bei *Chelydra*, während er bei den Cheloniiden in der Regel tiefer eingeschnitten ist (und ähnlich bei *Macroclermys*). Das am Oberrande des Sulcus cartilaginis Meckelii befindliche Foramen canalis alveolaris (Taf. 2 Fig. 16 f. can. alv) liegt bei *Dermochelys* sehr weit vorn, und ein langer Sulcus führt zu ihm hin, während es bei Cheloniiden etwa in der Mitte einer Unterkieferseite liegt und bei Chelydriden noch mehr hinten, nahe dem Coronoid.

Ein Operculare (Splenia) fehlt *Dermochelys*; wie schon bemerkt, ist der als solches gedeutete Knochen ein Goniale (GAUPP; Praearticularia WILLISTON; Dermarticularia KINGSLEY; Postopercularia GAUPP). Die Umrisse der einzelnen Elemente und auch des ganzen Unterkiefers von *Dermochelys* weisen recht zahlreiche Unregelmäßigkeiten auf, die aber nicht weiter von Belang sind.

Erwähnt werden mag hier auch der Scleroticarings, den GERVAIS für *Dermochelys* genügend beschrieben und abgebildet hat (1872, p. 208 tab. 5 fig. 7, 7a). Er unterscheidet sich nicht von der sonst üblichen Form bei Schildkröten; auch bei den Embryonen sind seine einzelnen Knochenplättchen schon vorhanden (Taf. 7 Fig. 35, Taf. 8 Fig. 41 scl. ri); den Scleroticarings bei Erwachsenen habe ich selbst nicht präpariert.

Dagegen muß das Zungenbein wieder einer eingehenderen Betrachtung unterzogen werden. Seine embryonale Entwicklung wurde erst einmal bei Schildkröten beschrieben: von FUCHS (1907) bei *Emys lutaria*. — SIEBENROCK stützt in seiner umfassenden Arbeit über den ausgebildeten Zungenbeinapparat der Schildkröten (1898) seine Angaben über *Dermochelys* auf die Berichte und Abbildungen von GERVAIS (1872), ALESSANDRINI (1834) und WAGLER (1830), die aber alle mehr oder weniger mangelhaft sind. Die folgenden Angaben über das Zungenbein von *Dermochelys* beruhen auf einem solchen, das zu Schädel I gehört, bei dem aber leider, da es trocken aufbewahrt wurde, alle Knorpelteile stark zusammengeschrumpft sind, und auf dem Zungenbein von VII, das ich selbst auspräparieren konnte und von dem ich eine Abbildung gebe (Taf. 2 Fig. 10).

Außerdem gaben natürlich auch die Schnittserien von A und B darüber Aufschluß.

Das Zungenbein von *Dermochelys* ist mächtig ausgebildet; es reicht nach vorn mit seinen Processus lingualis bis fast in den Winkel der Unterkiefersymphyse hinein und nach hinten mit den Branchialhörnern bis in die Mitte des Halses. Man kann wie gewöhnlich bei den Schildkröten auch hier unterscheiden: das breitflächige Corpus hyale (Taf. 2 Fig. 10 *co. hy*), das den Processus lingualis (*pr. ling*) entsendet, 1 Paar Cornua hyalia (*c. hy*) und 2 Paare Cornua branchialia (*c. br* I und *c. br* II), die gegen das Corpus hyale abgesetzt sind. Die Verknöcherung des Zungenbeins, die sehr langsam vorrückt, erfolgt in der Art, wie sie SIEBENROCK (1898) für die Cheloniiden beschreibt. Bei den reifen Embryonen findet sich nur das drehrunde Cornu branchiale I in seiner Peripherie verknöchert, außer am distalen Ende und einer sehr kleinen Partie am proximalen Ende, die knorplig sind (A, B; WAGLER 1830, tab. 1 fig. 16).

Weiter scheint die Verknöcherung des Cornu branchiale I überhaupt nicht zu gehen. Ich finde bei I und VII noch Knorpel an beiden Enden des Horns (*kn'* und *kn''*); namentlich ist die distale Knorpelepiphyse auffallend, die von etwas dunklerer Färbung (VII) ist als der Knorpel des Corpus. Auch in dem Knochenzylinder, der den größten Teil des Cornu branchiale I ausmacht, bleibt noch Knorpel erhalten; selbst bei dem Zungenbein, das ALESSANDRINI beschreibt und das dem größten bekannten Exemplare von *Dermochelys* entstammt, ist nur eine dünne periphere Knochenhülle vorhanden, wie die Abbildung ALESSANDRINI's gut veranschaulicht.

Bei dem eben genannten großen Bologneser Exemplare scheint auch noch das ganze Corpus hyale knorplig gewesen zu sein. Sonst beginnt die Verknöcherung hier von zwei Ossificationszentren aus, die hinter den Gelenkstellen mit den Cornua branchialia II, den Processus branchiales (*pr. br*), entstehen. Bei VII zeigt sich hier auf der rechten Seite Knochen im Knorpel (Taf. 2 Fig. 10 *oc*) nur ziemlich dünn, da er nur oben durchschimmert. Bei I ist bereits beiderseits Verknöcherung vorhanden, doch beide Zentren sind noch durch Knorpel getrennt und sehr asymmetrisch ausgebildet. Das rechte Knochenstück ist sehr viel größer als das linke. Bei GERVAIS' Exemplar (1872, tab. 7 fig. II) dagegen ist die Verknöcherung symmetrisch vor sich gegangen, und beide Knochenzentren sind verschmolzen, so daß fast die ganze hintere Hälfte des Hyoidkörpers knöchern erscheint.



Gleichzeitig damit dürfte wohl die Verknöcherung der proximalen Hälfte der breiten Cornua branchialia II vor sich gehen, die im ganzen nur etwa die halbe Länge der Cornua branchialia I erreichen. Ihre distale Hälfte bleibt als stark abgeplatteter Knorpel bestehen (I. Gervais); bei VII ist das ganze Cornu branchiale II noch knorplig. Eine weitere Verknöcherung erscheint dann auf Gervais' Abbildung, ein paariges Knochenstück, in dem Gervais eine Andeutung des Cornu hyale erkennen will. Jedenfalls aber handelt es sich dabei um weiter nichts als um die erst in diesem Altersstadium auftretenden Knochenzentra in den Processus mediales, an die sich die Cornua branchialia I ansetzen und die auch bei Cheloniden erst nach der Entwicklung der Knochenzentra an den Cornua branchialia II auftreten. Bei I zeigt sich an der betreffenden Stelle nur eine geringe Knorpelverdickung und ein kleiner knorpliger Fortsatz. Gervais hat, durch seine Auffassung der beiden Knochenzentra verleitet, die Cornua branchialia I zu weit hinten angesetzt. Die Cornua hyalia aber sind ihm verloren gegangen, und ebenso fehlen sie bei Wagler, während sie Alessandrini darstellt. Sie sind nicht sehr groß und sitzen nur sehr locker an lateralen Ecken des Hyoidkörpers, den Processus hyoidei (*pr. hy*), hinter dem Processus lingualis an. Die Processus hyoidei hat Gervais auch auf seiner Zeichnung angedeutet, namentlich rechts, aber in ihrer Bedeutung verkannt. Bei I und VII treten sie sehr viel ausgeprägter in Erscheinung und ebenso auf den Abbildungen von Wagler und Alessandrini; ihnen liegen die völlig knorpligen Cornua hyalia an. Knorplig bleibt auch der ganze Rest des Zungenbeinkörpers, soweit die erwähnten Verknöcherungen in ihm den Knorpel nicht verdrängt haben. Der Körper ist oben rinnenförmig, die vorderste Partie aufgebogen; in der weiten Rinne liegen der Kehlkopf und der vordere Teil der Trachea. Die Hörner des Zungenbeins sind alle stark nach oben gebogen: am weitesten herauf geht das lange Cornu branchiale I, das beim Embryo bis in die Höhe des Rückgrats reicht.

*Dermochelys* besitzt auch ein Epibranchiale I, wie es Siebenrock für viele andere Schildkröten beschreibt; die Entstehung dieser Bildung erfolgt nach Fuchs (1907 b) bei *Emys* aus einem vom Hauptkern getrennten zweiten kleineren dorsalen Knorpelkern des ersten Branchialbogens. Das Epibranchiale I (Taf. 2 Fig. 10 *epibr. I*) von *Dermochelys* ist ein unregelmäßig kegelförmiges Knorpelstückchen, das am Ende der Knorpel-epiphyse des Cornu branchiale I auf der lateralen Seite aufsitzt und ebenso dunkel gefärbt ist wie diese;

mit seinem verjüngten Ende zeigt es nach außen und unten. Von der Knorpel-epiphyse ist das Epibranchiale ebenso durch Perichondrium abgesetzt wie die Cornua vom Corpus. Für *Dermochelys* war das Epibranchiale bis jetzt noch nirgends erwähnt.

Ein Entoglossum, ein unpaares Knorpelstück unter dem Corpus hyale, das nach SIEBENROCK's (1898) Vermutung allen Schildkröten zukommt, fehlt bei *Dermochelys*. Ich vermisse es sowohl bei VII, wo bei der Präparation sorgfältig darauf geachtet wurde, wie bei den Embryonen vollständig. SIEBENROCK gibt für *Dermochelys* an, das Entoglossum sei hier in ovaler Form anwesend, und stützt sich dabei auf die alte Arbeit von ALESSANDRINI (1834). In der Tat zeichnet dieser die Umrisse eines solchen Gebildes, hat es aber aller Wahrscheinlichkeit nach nur als Homologon zu dem der *Chelonia caouana* (DAUD., *Caretta caretta* L.), die er daneben untersuchte, ergänzt. Daraufhin weist der Umstand, daß er nur eine punktierte Umrißlinie gibt, während er das Entoglossum von *Chelonia caouana* zweimal zeichnerisch ausführt. Im Text bemerkt er nur, er habe von der Lederschildkröte das „os hyoideum pene integrum“ zur Untersuchung erhalten.

Bei Cheloniiden dagegen hat SIEBENROCK (1898, p. 431) ein Entoglossum beschrieben, in längsovaler Form und oben rinnenförmig ausgehöhlt. Es findet sich auch an dem mir vorliegenden *Chelonia*-Materiale sowohl an dem ganzen Kopfe wie auf der Querschnittserie durch den Kopf eines reifen Embryos, auf den Querschnitten durchgehend hyalinknorpelig wie der darüber liegende Processus lingualis.

Verhältnisse, die Licht auf die bisher unbekannte Ontogenie des Entoglossums werfen, konnte ich bei *Chelydra serpentina* und dann auch bei *Emys orbicularis* L. beobachten. SIEBENROCK gibt für Chelydriden ein herzförmiges Entoglossum an; es ist daher sehr überraschend, wenn sich auf einer Schnittserie durch den Kopf eines reifen Embryos keine Spur von Knorpel unter dem Processus lingualis vorfindet, dagegen ein sehr dichtes Bindegewebe, in dem der Processus lingualis wie in einer Rinne liegt. In dem Kopfe des halberwachsenen Tieres fand sich an dieser Stelle ein sehr zähes Gewebe, das herauspräpariert und in Paraffin geschnitten wurde. In den Schnittbildern zeigen sich alle Übergänge von dichtem Bindegewebe zu fasrigem Bindegewebsknorpel und völlig homogen aussehendem Knorpel; im ganzen überwiegt noch Bindegewebe; die Verknorpelung geht von einzelnen Herden aus.

Nach einer Angabe von FUCHS (1907 b, p. 39) fehlt dem Embryo

von *Emys lutaria* (= *orbicularis* L.) ein Entoglossum. Ein Präparat von einer nicht völlig erwachsenen *Emys*, das ich der Güte des Herrn Dr. VERSLUYS verdanke, zeigte in gleicher Lage unter dem Corpus hyale ein ähnliches Bindegewebe wie mein *Chelydra*-Präparat, das auch auf Querschnitten die gleichen Bilder bietet, wie ich sie für *Chelydra* angedeutet habe, nur daß hier bei *Emys* im Verhältnis mehr Knorpel ausgebildet ist.

Es dürfte keinem Zweifel unterliegen, daß sich aus dem beschriebenen Gewebe bei *Chelydra* das einheitliche Entoglossum entwickelt, wie es nach SIEBENROCK's bestimmter, aber höchstwahrscheinlich nur für ältere Exemplare geltender Angabe bei Chelydriden vorhanden ist. Ob es bei *Emys orbicularis* zur Ausbildung eines einheitlichen Entoglossums kommt und in welcher Gestalt dies auftritt, darüber habe ich in der Literatur (BOJANUS, HOFFMANN, SIEBENROCK) nichts finden können. Daß ein einheitliches Entoglossum auf dieselbe Weise wie bei *Chelydra* zustande kommt, ist nach dem Mitgeteilten aber sehr wahrscheinlich.

Das Entoglossum entsteht also, jedenfalls bei *Chelydra* und *Emys*, viel später als das eigentliche Zungenbein und ganz unabhängig davon als eine Verknorpelung von Bindegewebe. Und zwar entsteht es in dem sehnigen Bindegewebe, welches die beiderseitigen Musculi geniohyoidei unter sich und mit dem Unterkiefer verbindet. Entsprechend dieser Entstehung aus Bindegewebe gehen bei den untersuchten Exemplaren von *Emys* und *Chelydra* die homogenen Knorpelstückchen am Rande in Faserknorpel und dieser wieder in Bindegewebe über. Erst später dürfte dann auch hier das Entoglossum ein einheitliches und ganz hyalines Knorpelstück werden, wie es bei *Chelonia* schon beim reifen Embryo erreicht ist. — Beim Embryo von *Dermochelys* fehlt auch eine ausgesprochene bindegewebige Anlage des Entoglossums, wie dies beim *Chelydra*-Embryo der Fall ist.

Das Entoglossum ist also kein Teil des Hyobranchialskelets.<sup>1)</sup> Ob das Fehlen des Entoglossums bei *Dermochelys* ein primitives

---

1) Vgl. die auch von SIEBENROCK (1898, p. 432) zitierte Ansicht von MECKEL (1818). — GAUPP (1904, p. 1022) denkt bei dem Entoglossum der Schildkröten an das Paraglossale der Vögel, das aber sicher ein Teil des Hyobranchialskelets ist, so daß das Entoglossum nach seiner Entstehung mit diesem nicht verglichen werden kann. Zudem macht GAUPP selbst an der betreffenden Stelle darauf aufmerksam, daß das Paraglossale eine andere Lage hat, nämlich dorsal vom Zungenbeinkörper.



Merkmal ist, beweisend, daß *Dermochelys* sich schon vor der Bildung des Entoglossums bei den Stammformen der übrigen Schildkröten vom Hauptstamme der Schildkröten abzweigte, oder ob es nur sekundär fehlt, darüber wird später noch verhandelt werden müssen. Das Entoglossum gibt zur Beantwortung dieser Frage wohl kaum genügende Anhaltspunkte.

Von besonderem Interesse ist es, daß sich in der Ontogenie des Entoglossums hyaliner Knorpel aus Bindegewebe bildet, während W. LUBOSCH („Die embryonale Entwicklung des Knorpelgewebes und ihre stammesgeschichtliche Bedeutung“, in: Biol. Ctrbl. Vol. 29, 1909, p. 738—753) die Möglichkeit einer „freien“ Entstehung von Knorpel oder knorpelartigem Gewebe im Bindegewebe entschieden zurückweist (vgl. l. c. p. 751). Eine solche liegt bei der Entwicklung des Entoglossums der Schildkröten normalerweise vor; daß sich Knorpel in pathologischen Fällen frei bilden kann, ist seit langem bekannt.<sup>1)</sup>

### III. Das Chondrocranium von *Dermochelys coriacea*, verglichen mit dem von *Chelonia midas* und *Chelydra serpentina*.

Die Betrachtung des Kopfskelets von irgend einem Wirbeltiere bleibt immer unvollständig, wenn man nur die knöchernen Skeletteile berücksichtigt und die knorpeligen Teile außer acht läßt. Letztere müssen mit herangezogen werden, soweit sie, als Überreste des primordialen Craniums oder auch als spätere Neubildungen, Anteil haben an der Bildung des Schutz- und Stützapparats für das Gehirn und die wichtigsten Sinnesorgane. Gerade bei den Schildkröten ist eine eingehende Berücksichtigung der Knorpelteile des Schädels durchaus erforderlich, da diese hier, oft in beträchtlicher Ausdehnung, auch beim erwachsenen Tiere vorhanden sind und am Kopfskelet wichtigen Anteil haben, so daß nur die Mitbetrachtung des Knorpels das Verständnis mancher Tatsachen ermöglicht.

Untersuchungen darüber liegen für Schildkröten bis jetzt fast gar nicht vor. Als einzige umfassendere Arbeit auf dem Gebiete ist W. K. PARKER'S Development of the Green Turtle (1880) zu nennen, der an einer Reihe von Embryonen die Entwicklung des Chondrocraniums von *Chelonia midas* verfolgt und auch konstatiert, daß die

1) Vgl. u. a. P. RATHKE, Über die Ursache des gelegentlichen Auftretens von Knorpel bei der Myositis ossificans, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 7, 1898, p. 398—404.

Knorpelteile der erwachsenen *Chelonia* denen des reifen Embryos noch vielfach völlig gleichen. Diese Arbeit ist aber sehr unübersichtlich: PARKER gibt mehr Schnittbeschreibungen, die von dem ganzen Kopfskelet kein klares Bild geben können; auch sind manche Lücken und Unrichtigkeiten vorhanden. — Einiges Wenige über das Chondrocranium der Schildkröten findet sich bei C. K. HOFFMANN, der seine Bemerkungen mit einer originalen, in manchen Punkten aber durchaus fehlerhaften Abbildung eines Medianschnittes durch den 8 cm langen Kopf einer *Chelonia midas* illustriert. — In neuerer Zeit hat dann E. GAUPP kurze Mitteilungen über das Chondrocranium des reifen Embryos von *Chelonia viridis* GADOW (= *midas* L.) veröffentlicht (1902 [p. 177—179], 1905a, 1905b, 1906), ohne aber näher auf Einzelheiten einzugehen oder Abbildungen zu geben; über etwaiges Persistieren von Knorpelteilen bei erwachsenen Cheloniiden gibt er nichts an und hat auch darüber in der Literatur nichts Näheres vorfinden können. Auch die Ausführungen von FUCHS (1910) über unseren Gegenstand bringen nichts Neues.<sup>1)</sup> So erwies es sich mir als unumgänglich nötig, bei der Bearbeitung des Chondrocraniums von *Dermochelys coriacea* auch das Chondrocranium von *Chelonia midas* einem eingehenden Studium zu unterziehen, um wenigstens das allernötigste Material zu einem Vergleiche der *Dermochelys* mit anderen Schildkröten zu haben. Der Mangel an ähnlichen Untersuchungen für andere Schildkröten hat sich dabei als recht erschwerend erwiesen, da der Wert von Homologien zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* für die Beantwortung der Frage einer eventuellen Verwandtschaft beider so kaum zu beurteilen war, und ich mußte mich entschließen, auch das Chondrocranium von *Chelydra serpentina* durchzuarbeiten, die, wie erwähnt (vgl. S. 12), als eine möglicherweise primitive Form zu derartigen Vergleichen geeignet erscheinen konnte.

Das Material für die Untersuchung des Chondrocraniums lieferten mir die eingangs erwähnten, in toto konservierten Exemplare: Für *Dermochelys* die beiden in Schnittserien zerlegten Köpfe von A

1) Während der Drucklegung meiner Arbeit erschien eine Mitteilung von B. W. KUNKEL (1911): Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schildkrötenschädels (Anat. Anz., Vol. 39, p. 354—364), die ich leider nicht mehr berücksichtigen kann. Darin ist das Wachstumsmodell eines Schädels vom Embryo von *Emys lutaria* (11 mm Carapaxlänge) beschrieben.

(26 mm Kopflänge, 60 mm Carapaxlänge)<sup>1)</sup> und B (24 mm Kopflänge, 57 mm Carapaxlänge) und je ein in gleicher Weise behandelter Embryokopf von *Chelonia midas* (22 mm Kopflänge, 46 mm Carapaxlänge) und *Chelydra serpentina* (14 mm Kopflänge, 30 mm Carapaxlänge); ferner die median durchsägten Köpfe von je einem erwachsenen Exemplar von *Dermochelys* (22 cm Kopflänge) und von *Chelonia* (14 cm Kopflänge inkl. der Crista supraoccipitalis), die ich der Güte der Herren Prof. SPENGLER und Dr. VERSLUYS verdanke, sowie der ebenso präparierte Kopf eines mittelgroßen Exemplares von *Chelydra serpentina* (9 cm Kopflänge, 23 cm Carapaxlänge, 48 cm Gesamtlänge) aus dem Senckenbergischen Museum in Frankfurt a. M.

Die Kombination der Befunde am reifen Embryo mit denen am erwachsenen Tiere ermöglicht es, sich die Verhältnisse bei letzterem völlig zu erklären. Denn die reifen Embryonen vereinigen sehr glücklich die Anfänge der Gestaltung des Chondrocraniums, wie es schließlich herausgebildet wird, mit den einfachen Verhältnissen des Primordialcraniums, das noch allen Reptilien gemeinsam ist. Neben der Ausbildung des Knorpelschädels treffen wir aber auch bei den reifen Embryonen auf eine sich bereits dem fertigen Zustande nähernde Ausbildung der natürlich noch dünnen Deckknochen und den Beginn der Ersatzknochenbildung. Hier soll jedoch nur das Chondrocranium für sich behandelt werden; soweit die Verhältnisse der knöchernen Schädelelemente wesentliche Abweichungen gegenüber dem ausgewachsenen Schädel aufweisen, sind diese bereits angeführt; im großen ganzen aber sind die Lageverhältnisse und Formen der Deckknochen den Zuständen am erwachsenen Schädel recht ähnlich, während die Ersatzknochen erst einen geringen Grad der Verknöcherung zeigen. Zu bemerken ist nur, daß der *Chelydra*-Embryo, obwohl etwa auf demselben Stadium wie die beiden anderen Formen (eben aus dem Ei gekommene Tiere) eine relativ weiter vorgeschrittene Verknöcherung der Knorpelteile des Schädels aufweist.

In der Benennungsweise kann man sich an GAUPP anschließen, der in seiner bahnbrechenden Arbeit über das Chondrocranium von *Lacerta* (1900) eine klare Namengebung konsequent durchführt. Man kann ihm um so eher folgen, als GAUPP's Terminologie und Anordnung des Stoffes jetzt in die größeren Lehrbücher übergegangen ist, so außer in den (von GAUPP verfaßten) Abschnitt über die

---

1) Die Carapaxlängen sind ohne Berücksichtigung der Wölbung des Carapax gewonnen.



Schädelentwicklung in O. HERTWIG's Handbuch auch in das WIEDERSHEIM'sche Lehrbuch u. a. m. Abgewichen wurde nur da, wo besondere Verhältnisse bei den untersuchten Schildkröten vorhanden waren und dazu zwangen.

In der Einteilung des Chondrocraniums verwende ich auch die von GAUPP benutzten Bezeichnungen, ihrer Übersichtlichkeit halber. Jedoch muß hervorgehoben werden, daß diese Einteilung bei den Schildkröten der vorliegenden Stadien etwas Künstliches an sich hat, da das Chondrocranium hier viel einheitlicher und in sich geschlossener ist als bei *Lacerta* auf den von GAUPP beschriebenen Stadien. Dies wird namentlich durch das große, einheitliche Tectum cranii erreicht, das in extremster Ausbildung, bei der erwachsenen *Dermochelys*, das Parietale ganz und das Frontale bis auf eine minimale Fläche von der Umgrenzung des Cavum cranii ausschließt. Die Ohrkapsel ist einmal dadurch, dann aber auch durch die dicke Basalplatte (bei *Dermochelys* und *Chelonia*) viel mehr in das Chondrocranium hineinbezogen, die mächtigen Fensterbildungen in der Seitenwand der Orbitalregion und im Septum interorbitale fehlen, und durch das kräftige, undurchbrochene Septum ist auch die ihrerseits wieder viel geschlossener als bei *Lacerta* entwickelte Nasenkapsel dem knorpligen Hirnschädel fester angegliedert. Um eine Einteilung durchzuführen, muß man daher einen gewissen Zwang anwenden, und es ist unvermeidlich, daß dadurch mancher Zusammenhang in der Darstellung nicht so zur Geltung kommt, wie er in Wirklichkeit besteht, während sich andererseits auch Wiederholungen nicht ganz umgehen lassen. Ich denke jedoch, daß mit Hilfe der Gesamtansichten des Chondrocraniums in ausgewachsenen Köpfen Unklarheiten, die sich in der Darstellung der oft recht komplizierten Verhältnisse leicht ergeben können, vermieden werden dürften, zumal die hier gezeichneten Verhältnisse im allgemeinen bei den reifen Embryonen dieselben sind. In Kombination mit den Schnittbildern durch die Köpfe dieser vermögen diese Gesamtansichten der ausgewachsenen halbierten Schädel auf Taf. 3 eine langwierige und umständliche Rekonstruktion des ganzen Chondrocraniums einigermaßen zu ersetzen.<sup>1)</sup>

1) Nur für die hintere Orbitalregion und die Ethmoidalregion erwies es sich als unumgänglich nötig, eine Anzahl zeichnerisch gewonnener Teilrekonstruktionen beizugeben, da Schnittbilder hier schwer ein klares Bild ergeben könnten. Die Anfertigung derartiger Rekonstruktionen wird durch den EDINGER'schen Zeichenapparat sehr erleichtert; die Schnittbilder werden direkt auf Millimeterpapier projiziert, wo sie nach für

Das Tectum cranii, dessen Zuteilung zu einer bestimmten Region am meisten Schwierigkeiten macht, da es sowohl zur Occipital- und Labyrinthregion wie auch zur Orbitalregion gehört, werde ich zwischen den beiden letzteren gesondert behandeln.

### Die Basalplatte.

Die Basalplatte (Taf. 4 Fig. 22—26; Taf. 5 Fig. 27—30; Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 37—39; Taf. 10 Fig. 54—58 *bp*) der reifen Embryonen von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* stellt eine, bei den beiden ersteren ziemlich dicke Knorpelplatte dar, die sich vom Dorsum sellae bis zum Condylus occipitalis kontinuierlich erstreckt. Bei jüngeren Stadien von *Chelonia midas* findet sich nach PARKER (1880) und GAUPP (1905b) eine große Fenestra basicranialis posterior in der Basalplatte im otischen Gebiete, von der auf den mir vorliegenden Stadien nichts mehr vorhanden ist.

Die Chorda dorsalis (*ch* der oben zitierten Figuren) ist bei den reifen Embryonen von *Dermochelys* noch in ziemlich beträchtlichen Resten in der Basalplatte erhalten und erstreckt sich bis in den vordersten Teil dieser. Am Übergange vom Dens epistrophei, dessen Vorderende von dem Condylusteil der Basalplatte umgeben ist, zu letzterem ist die Chorda eingeschnürt, so daß sie im Querschnitte als Längsspalt in der Basalplatte erscheint; sie verbreitert sich aber dann (Taf. 4 Fig. 23 *ch*), wird erst ziemlich weit vorn wieder zusammengedrückt und läuft so, langsam ansteigend, an der Oberfläche der Basalplatte aus (Taf. 5 Fig. 27—30; Taf. 6 Fig. 31).

Ähnlich verhalten sich die Chordaresten in der Basalplatte der mir vorliegenden Embryonalstadien von *Chelonia* (Taf. 8 Fig. 37—39 *ch*) und *Chelydra* (Taf. 10 Fig. 54—58 *ch*). Bei *Chelonia* erstreckt sich der vorderste zusammengedrückte Teil der Chorda von unten nach oben fast durch die ganze Basalplatte (Taf. 8 Fig. 38 *ch*), die an dieser Stelle aufgewulstet erscheint. Bei *Chelydra* (Taf. 10 Fig. 54—58 *ch*) nehmen die Chordaresten im Verhältnis zu der dünnen Basalplatte mehr Raum ein als bei *Dermochelys* und *Chelonia*.

Die Basalplatte der drei Schildkrötenembryonen setzt sich nach beiden Seiten in die Ohrkapsel und die lateralen Teile des Occipitalringes kontinuierlich fort. Der Spalt, der diese beiden letzteren Regionen in der lateralen Wand des Chondrocraniums trennt, die

die jeweilige Vergrößerung berechneter Schnittdicke durch einfache Parallelprojektion zu der gewünschten Ansicht aneinandergereiht werden können.

Fissura metotica, greift auch in den Seitenrand der Basalplatte hinein (Taf. 4 Fig. 25; Taf. 10 Fig. 54 *f. me*), trennt aber auf den mir vorliegenden Stadien die Ohrkapsel von der Basalplatte nicht durch einen horizontalen Spalt, wie dies bei GAUPP'S *Lacerta*-Embryonen (1900) der Fall ist; ob dieser bei jüngeren Stadien von Schildkrötenembryonen vorhanden ist, ist nicht bekannt. Eine Unterbrechung der kontinuierlichen Verbindung zwischen Ohrkapsel und Basalplatte geschieht durch die Nische, in der Nervus acusticus und facialis gemeinsam austreten, die Fossa acusticofacialis (s. S. 31; Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 39; Taf. 10 Fig. 58 *f. af*). Diese gehört zwar hauptsächlich der lateralen Wandung des Cavum cranii an, zieht aber auch den lateralen Rand der Basalplatte noch etwas in ihren Bereich. In diesem lateralen Rande liegt ferner das Foramen pro nervo hypoglosso, bei *Dermochelys* (Taf. 4 Fig. 23 *XII*) jederseits eine, bei *Chelonia* und *Chelydra* zwei Öffnungen auf den mir vorliegenden Stadien.

Der Vorderrand der Basalplatte bildet das Dorsum sellae, das bei den Embryonen von *Dermochelys* lange nicht so scharf ausgeprägt ist wie am ausgewachsenen Schädel. Auch bei *Chelydra* ist das bei Erwachsenen sehr ausgesprochene Dorsum sellae noch nicht in diesem Maße zu beobachten, während bei *Chelonia* ein solches überhaupt nicht gebildet wird (vgl. SIEBENROCK 1897, p. 263). Vom Dorsum sellae aus verlängert sich die Basalplatte in die Trabeculae baseos cranii (Taf. 6 Fig. 32; Taf. 8 Fig. 40; Taf. 10 Fig. 59, 60; S. 107 Fig. G, H; S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L; S. 113 Fig. M, N *tr*); außerdem setzt hier, bei *Dermochelys* und *Chelonia*, nicht aber bei *Chelydra* die Intertrabecula an, die für *Chelonia* erstmalig von PARKER (1880) beschrieben wurde (s. a. S. 108 ff.). Neuerdings hat FUCHS (1910) dasselbe Gebilde bei *Chelonia* wieder erwähnt und als „Taenia intertrabecularis“ bezeichnet, ein Terminus, der vor der präzisen Kürze der „Intertrabecula“ nichts voraus hat und den ich deshalb auch nicht annehmen kann. Beide, Trabeculae und Intertrabecula, gehören in den Bereich der hinteren Orbitalregion und werden dort eingehende Besprechung erfahren, und ebenso die Pila prootica, in die sich die Basalplatte von *Dermochelys* und *Chelonia* nach vorn oben verlängert, während ihr im Chondrocranium von *Chelydra* nur ein relativ kurzer Fortsatz, der knorplig präformierte Processus clinoides, entspricht. An der Basis der Pila prootica bzw. des Processus bei *Chelydra* durchbohrt der Nervus abducens den lateralen Vorderrand der Basalplatte.



Der hintere Teil der Basalplatte bildet den *Condylus occipitalis*, in den der *Dens epistrophei* hineinragt und der von diesem und dem Atlas durch einen Gelenkspalt getrennt ist.

Die Dicke der Basalplatte ist in der Occipitalregion am größten (Taf. 4 Fig. 23, 24; Taf. 10 Fig. 54). Nach vorn zu wird die Platte niedriger, bei *Dermochelys* namentlich auch durch die schon beim Embryo sehr kräftige Ausbildung des Parasphenoids, das die Ausdehnung der Knorpelplatte hinderte. Auf dem Querschnitte erscheint die Basalplatte im ganzen etwas bikonkav: nur über und unter der Chorda findet sich je eine schwache Erhebung (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27—29; Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 37—39; Taf. 10 Fig. 55), die bei *Dermochelys* in ihrem vorderen Teile auf der Unterseite durch das Parasphenoid unterdrückt wird, während man in der Erhebung oben die Grundlage der am erwachsenen Schädel so auffallenden höckrigen *Crista* auf Basisphenoid und Basisoccipitale zu sehen hat. Lateral von ihr ziehen auf der Oberseite venöse Gefäße, die sich in der *Vena jugularis interna* sammeln. Von der Ventralseite treten stellenweise kleine Gefäße in die Basalplatte. Die Basalplatte von *Chelydra* erscheint wesentlich dünner und dadurch viel mehr plattig als die der beiden Seeschildkröten.

Eine starke Verbreiterung zeigt die Basalplatte in der Occipitalregion vor dem *Condylus occipitalis* (Taf. 4 Fig. 24 *tb. k*); der Knorpel springt plötzlich lateral und nach unten vor und verschmälert sich nach vorn allmählich wieder in die Basalplatte hinein; wir haben hier die knorpelige Anlage des *Tuberculum basioccipitale* und der unteren seitlichen Flügel des *Exoccipitales* vor uns.

Abermals beträchtlich lateral ausgedehnt erscheint die Basis des *Chondrocraniums* vor der *Fissura metotica*, in der otischen Region. Die Basalplatte bildet hier mit ihren lateralen Teilen den unteren Abschluß der Ohrkapsel (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27—29; Taf. 8 Fig. 37; Taf. 10 Fig. 55, 56) und beherbergt Teile des Gehörorgans, perilymphatische Räume und die *Lagena*. Es ist daher angezeigt, diesen Teil erst in Zusammenhang mit der Ohrkapsel näher zu besprechen.

Wohl aber möge hier eine Bildung gleich mitbesprochen werden, die am vorderen Teile der Basalplatte von *Chelydra* auffällt. Von den lateralen Teilen der Platte ist jederseits eine kurze Leiste nach unten und außen gerichtet (Taf. 10 Fig. 57, 58 *bpl*). Sie erreicht ihre größte Ausdehnung etwa unter der *Fossa acusticofacialis* und läuft davor und dahinter flach aus; hinter dem Durchtritt des

Nervus facialis durch die vordere untere Ohrkapselwand trennt sie den Canalis caroticus zwischen Basalplatte und Pterygoid vom Canalis cavernosus, in dem der Sinus cavernosus und der Hauptast des Facialis nach hinten verlaufen. Davor aber wird die Leiste von dem Ramus palatinus n. facialis schräg nach vorn zu durchbohrt (Taf. 10 Fig. 58, links); der Nervenast gelangt so medialwärts in den Canalis caroticus, wo er an der Carotis und nachher an der Arteria palatino-nasalis nach vorn zieht.

Bei *Chelonia* läßt sich mit dieser ganzen Bildung zur Not ein an gleicher Stelle befindlicher stumpfer Knorpelwulst (vgl. Taf. 8 Fig. 38, 39) vergleichen, der hinter dem Facialisaustritt zusammen mit dem Pterygoid Canalis caroticus und cavernosus trennt; am Facialisaustritt aber fließen diese beiden Räume zusammen, und der Ramus palatinus kann so, ohne noch ein Foramen zu durchsetzen, neben die Carotis gelangen. Bei *Dermochelys* fehlt auch dieser stumpfe Wulst fast ganz (vgl. Taf. 5 Fig. 30, Taf. 6 Fig. 31). — Über Beziehungen, die zwischen der Knorpelleiste bei *Chelydra* und dem Processus basipterygoideus vieler Reptilien möglicherweise bestehen können, vgl. S. 105, 106.

Auf den vorliegenden Stadien ist die Verknöcherung in der Basalplatte bereits ziemlich beträchtlich. Endochondral entstandenes Knochengewebe mit charakteristischer Struktur findet sich in der Umgebung der Chorda in unregelmäßigen Fetzen. Solche Fetzen von in Bildung begriffenem Knochengewebe erscheinen auch im Anschluß an perichondral entstandene Knochenlamellen.

Bei *Chelydra* ist der Knorpel der Basalplatte stellenweise vollständig zu einem blasigen Gewebe umgebildet, in dem sich in den Präparaten stark tingierte Kalksalzpartikelchen auszuschcheiden beginnen, während Fetzen von allerdings noch sehr schwammigem Knochen wie bei *Dermochelys* und *Chelonia* fehlen, aber auch der bei diesen im Bereiche der Basalplatte noch sehr verbreitete typisch hyaline Knorpel vielfach mangelt. Die perichondralen Knochenlamellen sind bei *Chelydra* ähnlich wie bei *Chelonia* und *Dermochelys* ausgebildet, nehmen aber in Anbetracht der dünneren Basalplatte an vielen Stellen einen verhältnismäßig großen Raum ein. — Perichondrale Knochenlamellen finden sich in der Basalplatte aller vorliegenden reifen Embryonen namentlich im Bereiche der Occipitalregion und in den vorderen Teilen auch auf der ventralen Seite der Basalplatte, so über der Anlage des Parasphenoids bei *Dermochelys*, wo bei der einen Serie (A) die Verbindung des perichondralen, zum

Basisphenoid gehörigen Ersatzknochens mit den Lamellen des darunter liegenden Deckknochens bereits so innig ist, daß eine scharfe vollständige Trennung des Parasphenoids vom Basisphenoid auf Querschnitten schwer hält; die zweite Serie (B) zeigt dagegen eine Abgrenzung beider Skeletelemente durch Bindegewebe im ganzen (vgl. S. 36) sehr deutlich.

Das Vorhandensein des mächtig ausgebildeten Parasphenoids (vgl. S. 33 ff.) ist der Hauptpunkt, in dem sich der Embryo von *Dermochelys* auf unserem Stadium von dem gleichalterigen *Chelonia*-Embryo unterscheidet. Von Unterschieden zwischen *Dermochelys* und *Chelonia*, die sich hier im ganzen viel mehr gleichen als *Chelydra* einer von ihnen, was ja auch sonst für sehr vieles gilt, sei noch einmal hervorgehoben, daß bei *Dermochelys* für den Nervus hypoglossus nur ein Foramen vorhanden ist, während bei *Chelonia* deren zwei auftreten. Im ganzen ist bei letzterer die Basalplatte dünner als bei *Dermochelys*; auch ist bei *Chelonia* die Ossification beträchtlich weiter fortgeschritten, während bei *Dermochelys* der Knorpel noch erheblich mehr Raum einnimmt; bei *Chelydra* ist der Knorpel noch mehr geschwunden als bei *Chelonia*, und die Ossification geht noch weiter.

Betrachtet man den Boden des Cavum cranii im Bereiche der embryonalen Basalplatte im Kopfe der erwachsenen Schildkröten *Chelonia* und *Dermochelys*, so zeigt sich ein Persistieren ziemlicher Knorpelreste. Bei *Chelonia* überzieht an dem Kopfe eines ziemlich erwachsenen Tieres (14 cm Schädellänge) eine dünne Knorpelkappe den Condylus occipitalis, und zwischen Basioccipitale und Basisphenoid gewahrt man auf der Fläche eines medianen Sagittalschnittes ebenfalls einen Knorpelrest (Taf. 3 Fig. 19). Dieser verbreitert sich lateral zwischen den genannten Knochen und verläuft in den dauernd knorpeligen Boden und die ebenso gebildete Wand der Ohrkapsel. Viel mehr Knorpel als bei *Chelonia* bleibt hier bei *Dermochelys* erhalten, wie die Abbildung des Sagittalschnittes durch den Kopf (VII Taf. 3 Fig. 17) zeigt: Der Condylus occipitalis erhält sich auch bei ganz erwachsenen Tieren in beträchtlicher Ausdehnung knorpelig; so zeigt auch der große Leidener Schädel (V) noch ausgetrocknete Knorpelreste in ziemlicher Ausdehnung, und überhaupt weist die Beschaffenheit des Condylushalses aller untersuchten Schädel auf einen starken Knorpelaufsatz hin, der die Gelenkfläche enthält. Die Chorda in diesem Bezirk ist bereits beim Embryo spaltförmig; bei VII ist gar nichts mehr davon in der Gelenkgrube zu entdecken.



Dagegen zeigt sich, wenn der Knorpel bei der Präparation fortgenommen ist, an sämtlichen trockenen Schädeln (außer bei I) in der hinteren Fläche des knöchernen Basioccipitales ein tiefes Loch, das offenbar Reste der Chorda enthielt (vgl. S. 20).

Sehr mächtig ist auch die Ausdehnung des Knorpels zwischen Basioccipitale und Basisphenoid bei *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17 *bp'*). Er persistiert stets, wie Lücken an dieser Stelle am trockenen Schädel beweisen (Taf. 2 Fig. 13); auch gehen von ihm noch Ausläufer in beide Knochen hinein (Taf. 3 Fig. 17). Lateral verbreitert sich dieser Rest der knorpeligen Basalplatte wie bei *Chelonia* und geht in die Ohrkapsel über. — Werfen wir einen Blick auf den gleichen Teil des Bodens der Schädelhöhle, wie ihn der Kopf der nur halberwachsenen *Chelydra* zeigt (Taf. 3 Fig. 21), so sehen wir nur einen dünnen Knorpelüberzug über dem Condylus occipitalis und zwischen Basioccipitale und Basisphenoid nur sehr geringe Reste von Knorpel.

Außerordentlich auffallend erscheint an dem Kopfe der erwachsenen *Dermochelys* eine Knorpelbildung, die mit der Basalplatte abgehandelt werden muß. Im Bereiche des Knorpels zwischen Basioccipitale und Basisphenoid und im Anschluß daran weiter nach vorn geht von der Seite her, da wo die Basalplatte in die mediale Ohrkapselwand übergeht, jederseits eine horizontale Knorpelplatte ab, welche sich mit der medialen Crista des Basisphenoids und mit ihrer knorpeligen Fortsetzung über dem Knorpel zwischen Basisphenoid und Basioccipitale verbindet (Taf. 3 Fig. 17 *kp*). Hier über der Grenze dieser beiden Knochen, aber noch mehr auf letzterem, erhebt sich noch ein dicker Knorpelhöcker, ein *Tuberculum basale* (Taf. 3 Fig. 17 *tu. ba*), wie ich ihn bezeichnen möchte. Durch die Knorpelplatten kommen zwei Kanäle zustande, die als Boden die obere Fläche des Basisphenoids und des Basalplattenrestes dahinter, als mediane Wand die Crista auf letzteren beiden haben. Lateral sind sie begrenzt durch den erhöhten Seitenrand des Basisphenoids und darüber auch durch die mediane knorpelige Ohrkapselwand, und von oben durch die erwähnte Knorpelplatte. Die Kanäle beherbergen die ventral vom Gehirn verlaufenden Venen; sie werden caudalwärts auch auf dem Basioccipitale fortgesetzt, bis etwa in die Gegend des Foramen jugulare anterius (das aus der embryonalen Fissura metotica entsteht, s. später), wo diese Gefäße mit den dorsal und lateral vom Gehirn verlaufenden Nerven zur Vena jugularis interna zusammenfließen. Das Dach der Kanäle bildet aber hier nicht mehr

Knorpel, sondern die Dura mater, die sich vom Hinterteile des Tuberculum basale an auf die Crista basioccipitalis auflegt. Das knorplige Tuberculum basale finde ich auch an dem Kopfe von *Chelonia midas* (Taf. 3 Fig. 19 *tu. ba*), über dem Knorpelrest, der zwischen Basioccipitale und Basisphenoid geblieben ist. Es wird hier wie die ganze Oberfläche des Basioccipitales und Basisphenoids in der Hirnhöhle von der Dura mater bedeckt, die sich fest darauf legt; die Entwicklung von Venen auf der Schädelbasis unter der Dura mater ist sehr viel geringer als bei *Dermochelys*. Über dem Tuberculum basale geht bei *Chelonia* von der Dura mater aus ein Bindegewebsstrang zu den inneren Gehirnhäuten, der äußerlich an einen Nerven erinnert; er ist sehnenartig und zähe; bei *Dermochelys* fehlt er anscheinend. Welche Bedeutung dieser Strang hat und welche Bedeutung überhaupt dem Tuberculum basale bei *Dermochelys* und *Chelonia* zukommt, ist schwer zu entscheiden. Die mediane Crista ist bei *Dermochelys* VII noch größtenteils knorplig, bei den macerierten Schädeln aber in verschiedenen Stadien der Verknöcherung, als Crista basioccipitalis und basisphenoidalis. Sie entsteht als eine Aufwulstung der Basalplatte über der Chorda und wird am stärksten bei *Dermochelys*, weniger bei *Chelonia* und ganz wenig bei *Chelydra* ausgebildet. Die Stelle, wo bei *Chelonia* das knorplige Tuberculum aufsitzt, ist am macerierten Schädel als eine auf einem Höcker gelegene facetteartige Stelle am Vorderrande des Basioccipitale markiert. Eine ähnliche Bildung zeigt *Chelydra* am macerierten Schädel; recht kräftig ist der Höcker auch bei *Macroclermys* ausgebildet. Im vollständigen Kopfe einer halberwachsenen *Chelydra* war die Dura mater über dieser Stelle von auffallender Konsistenz, so daß Knorpel vermutet werden konnte. Schnitte von 10  $\mu$  Dicke zeigen solchen auch an einer Stelle anscheinend in Bildung begriffen. Leider stand mir von *Chelydra* ein ganz erwachsenes Exemplar nicht zur Verfügung, so daß sich nicht mit Bestimmtheit sagen läßt, ob es hier zur Anlage eines Tuberculums kommt; auch war die eben erwähnte Knorpelbildung(?) nicht in direkter Verbindung mit dem Basioccipitale, wie dies nach der Ausbildung der kleinen Facette am macerierten Schädel zu erwarten wäre.

Bei den Embryonen von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* fehlen Andeutungen eines Tuberculum basale.

Die Knorpelplatten über dem Basisphenoid bei *Dermochelys* bilden einen Gefäßkanal; durch die starke Ausbildung der Crista auf Basioccipitale und Basisphenoid bei allen *Dermochelys*-Schädeln liegt die

Vermutung nahe, daß es sich bei VII um ein reguläres Vorkommen handelt; darauf weist auch die höckrige Oberfläche der Crista hin, denn eine solche zeigt sich, wie bereits einmal gesagt (S. 26), am *Dermochelys*-Schädel öfter da, wo Knorpel und Knochen aneinander stoßen. Es mag hier auch noch darauf hingewiesen werden, daß auf der Oberfläche des Basioccipitales von V von den Seiten her zwei kleine Knochenspangen einen kurzen Kanal mit der Crista fast abschließen (S. 21). Jedenfalls müssen bei diesem sehr alten Exemplar Knorpelplatten auch über dem Basioccipitale gelegen haben, die sogar teilweise verknöcherten. Eine sekundäre Ausbuchtung kann kaum in Betracht kommen, da sich unter den beiden kleinen Spangen auf jeder Seite der Crista die regelmäßige Oberfläche des Basioccipitales zeigt, wie sie alle Schädel aufweisen. Sicher aber haben wir es in den Knorpelplatten über der primären Schädelbasis bei *Dermochelys* mit einer nachträglichen Bildung zu tun. Ob sich diese Platten bei *Dermochelys* durch Wucherung des Knorpels von Teilen des Primordialcraniums aus bilden oder ob es sich etwa um eine freie Knorpelbildung im Bindegewebe der Dura mater handelt, vermag ich nicht zu entscheiden, denn bei den Embryonen findet sich von der ganzen Knorpelbildung noch keine Spur; und ob man die soeben bei *Chelydra* erwähnte etwas fragwürdige Bildung in der Dura mater allgemein in dem Sinne deuten darf, daß sich an den betreffenden Stellen der Knorpel in der Dura mater bilden kann und auch bildet, erscheint sehr zweifelhaft.

*Chelonia* und *Chelydra* gegenüber fällt bei *Dermochelys* die mächtigere Ausbildung der Venen unter der Dura mater auf, die höchstwahrscheinlich den Anstoß zur Bildung von eigenen Kanälen vermittelt der Knorpelplatten gab, während die viel kleineren Gefäße der anderen eigene massive Kanäle nicht beanspruchen.

### Regio occipitalis.

Der basale Abschnitt der Occipitalregion wird repräsentiert durch den hinter der Fissura metotica gelegenen Abschnitt der Basalplatte, den wir bereits kennen. Auf diese setzen sich beiderseits die knorpligen Arcus occipitales (Taf. 4 Fig. 23, 24; Taf. 10 Fig. 54 *arc. o.*), die das Foramen magnum zwischen sich fassen; an ihrer Basis verläßt der Hypoglossus den Schädel (Taf. 4 Fig. 23 *XII*). Diese Arcus occipitales sind in sagittaler Richtung ausgedehnte Pfeiler, die oben etwas medialwärts umgebogen sind. Auffallenderweise verschmelzen sie sowohl bei *Dermochelys* wie bei *Chelonia* und *Chelydra* nicht mit



dem Tectum cranii, sondern laufen frei an ihm aus, wie für *Chelonia* schon von GAUPP (1905 b, p. 787) festgestellt wurde; bei *Lacerta* und *Sphenodon* dagegen stehen die Arcus occipitales in kontinuierlicher Verbindung mit dem Dach des Cavum cranii. Dieses reicht zwar bei den genannten Schildkröten noch hinter den hinteren Rand der Arcus occipitales hinaus (die spätere Crista supraoccipitalis), ist aber überall durch Bindegewebe von den Arcus occipitales gesondert.

Die Arcus occipitales reichen mit ihrer inneren Fläche etwas weiter medial als die hintere Ohrkapselkuppel; ihre obere vordere Ecke springt außerdem nach vorn etwas vor und drängt auch dadurch an dieser Stelle, im oberen Teile der Fissura metotica, die hintere innere Ohrkapselwand nach außen (Taf. 4 Fig. 24; Taf. 10 Fig. 54 *arc. o*). Die Fissura metotica gibt die vordere Grenze für die Arcus occipitales an. Von ihr aus erstreckt sich das Bindegewebe nach hinten außen, das die Arcus occipitales von dem nach hinten gehenden, stark verdickten Vorsprung der Ohrkapsel, dem Processus paroticus, trennt. An diesen legt sich ein lateraler Fortsatz der Arcus occipitales, der ihn verstärkt, wie dies der hieraus hervorgehende seitliche Flügel des Exoccipitales am ausgewachsenen Schädel, der die Incisura jugularis posterior von oben begrenzt, ebenso zeigt. Irgendwelche wesentlichen Unterschiede zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* oder *Chelydra* finden sich hier nicht.

Die Verknöcherung der lateralen Teile der Occipitalregion ist hauptsächlich perichondral und namentlich in der Fissura metotica schon ziemlich kräftig. Auffallend ist *Chelydra* gegenüber bei *Dermochelys* und *Chelonia* sowohl in der Occipitalregion wie auch sonst die stark chondrifugale Entwicklung der perichondralen Ersatzknochenlamellen. Für *Chelonia* ist dies bereits von GAUPP festgestellt (1905 b, p. 790) und neuerdings wieder von FUCHS (1910, p. 86). Knorpel bleibt bei der erwachsenen *Dermochelys* aus diesen Teilen nicht erhalten; die Arcus occipitales bilden ausschließlich die völlig verknöcherten Exoccipitalia.

### Regio otica.

Die otische oder Labyrinthregion im Chondrocranium der mir vorliegenden Schildkrötenembryonen wird gebildet von der eigentlichen Ohrkapsel, in typischer Lage zwischen Trigeminus- und Vagusganglion, und von den lateralen Abschnitten der Basalplatte vor der Fissura metotica, die das Labyrinth von unten zum Abschlusse

bringen. Nach oben geht die Ohrkapsel kontinuierlich in das Tectum cranii über.

Die Ohrkapsel der Embryonen von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* hat etwa dieselbe äußere Form wie die von *Lacerta*, die GAUPP (1900) ausführlich beschreibt: ein von vorn außen nach hinten innen gestrecktes Oval. Auf diesem sind bei den mir vorliegenden Embryonen die Wülste und Vorsprünge, die von den Teilen des Labyrinths herausgewölbt werden, weniger scharf ausmodelliert, als GAUPP dies für *Lacerta* zeigt. Ob das auch für jüngere Embryonen gilt oder ob hier das Äußere der Ohrkapsel stärker gegliedert ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Bei *Dermochelys* ist die Ohrkapsel im ganzen überdies noch sichtlich geschlossener als bei *Chelonia* und bei dieser wieder mehr als bei *Chelydra*, was mit der relativen Dicke der Wände der Ohrkapsel zusammenhängt; diese ist am größten bei *Dermochelys*, am geringsten bei *Chelydra*. Immerhin aber treten, am meisten bei *Chelydra*, noch Wülste aus der Wandung der Ohrkapsel vor, die durch die darunter gelegenen Bogengänge, Ampullen, den Sinus utriculi superior usw. verursacht sind und die auch auf der Außenseite der Ohrkapsel deren Lage markieren; die von GAUPP (1900) für alle diese Vorsprünge bei *Lacerta* eingeführte Benennungsweise ließe sich daher auch auf die Ohrkapsel der Schildkröten übertragen.

Über die Foramina, die sich in der Ohrkapsel befinden, besitzen wir einige Mitteilungen von GAUPP (1905a, p. 788), nach Befunden am Embryo von *Chelonia midas* von 22 mm Kopflänge (dieselbe Größe wie bei dem Embryo von derselben Art, der mir zur Verfügung stand). — An der hinteren medialen Seite der Ohrkapsel öffnen sich bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* in die Fissura metotica (Taf. 4 Fig. 24, 25; Taf. 10 Fig. 54 *f. me*) drei Foramina: das Foramen externum n. glossopharyngei (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27; Taf. 8 Fig. 37 *f. ext. IX*), am weitesten lateral; der Nerv durchsetzt, wie schon im vorigen Kapitel erwähnt, bei *Dermochelys* und *Chelonia* die dauernd knorplig bleibende mediane Vestibularwand (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 5 Fig. 27—29; S. 91, Fig. C, D, E *f. int. IX*), verläuft im Vestibulum (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 8 Fig. 37 *IX*) medial und dann unter dem Sinus utriculi posterior, über dem Ductus perilymphaticus an der Ohrkapselwand her, und tritt durch das erwähnte Foramen in den lateralen Teil der Fissura metotica. *Chelydra* weicht in bezug auf den Verlauf des Glossopharyngeus durch die Ohrkapsel embryonal gar nicht ab und bei ältern Tieren nur insofern, als das Foramen

internum n. glossopharyngei noch in den Bereich der Verknöcherung fällt, so daß sich dann im knöchernen Opisthoticum zwei Foramina für diesen Nerven befinden, ein äußeres und ein inneres. Bei dem auf Taf. 3 Fig. 21 abgebildeten Exemplar liegt das Foramen internum n. glossopharyngei gerade noch vollständig in Knorpel. Medial unter dem Foramen ext. n. glossopharyngei gelangt der Ductus perilymphaticus (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27—29; Taf. 8 Fig. 37; Taf. 10 Fig. 55, 56 *d. pl*) durch das Foramen perilymphaticum in die Fissura metotica. Sowohl bei *Chelonia* und *Chelydra* wie bei *Dermochelys* liegt unter dieser großen Öffnung, die am erwachsenen Schädel größtenteils vom Opisthoticum gebildet, aber unten durch Knorpel ergänzt wird (Foramen perilymphaticum = Foramen rotundum seu cochleae SIEBENROCK, vgl. oben S. 28), noch ein zweites kleineres Foramen in der hinteren unteren Ohrkapselwand, durch das ein von Bindegewebe erfüllter Kanal (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27—29; Taf. 8 Fig. 37; Taf. 10 Fig. 54 *can. hpl*) nach hinten zieht; dieser Kanal und der sehr kurze Kanal für den Ductus perilymphaticus beginnen in der Ohrkapselwand innen in gemeinsamer Nische (Taf. 5 Fig. 28, 29 (rechts); Taf. 8 Fig. 37 (rechts)).

Der zweite Kanal, den ich als Canalis hypoperilymphaticus bezeichnen möchte, führt von der gekennzeichneten Stelle unter dem kurzen Kanal des Ductus perilymphaticus im Knorpel hin und öffnet sich hinter und unter ihm in den inneren Teil der Paukenhöhle, also hinten an der Apertura lateralis recessus scalae tympani (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27; Taf. 10 Fig. 54 *ap. l. r. s. t*). Außer bei *Dermochelys*, wo er auch kleine venöse Gefäße enthält, liegt bei den mir vorliegenden Jugendstadien von Schildkröten nur Bindegewebe in ihm. In seinen vordersten Teil, in die eben genannte Nische, ragt gerade noch das Hinterende der Lagena (Taf. 5 Fig. 28, 29; Taf. 10 Fig. 55, 56 *lg*), ohne sich aber in den Canalis hypoperilymphaticus hinein zu verlängern. Erwähnt muß werden, daß bei Serie A von *Dermochelys* links zwei Kommunikationen des Kanals mit dem Cavum tympani bestehen, eine vor der Apertura lateralis recessus scalae tympani (Taf. 5 Fig. 27 *can. hpl*) und eine hinter ihr an der gewöhnlichen Stelle wie sonst bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra*. Welche Bedeutung diesem Canalis hypoperilymphaticus zukommt, kann ich nicht angeben; in der Literatur finde ich über eine derartige Bildung nicht das Geringste.<sup>1)</sup>

1) An Schnittserien von Embryonenköpfen von *Chelodina longicollis* und



Der hier als Fissura metotica bezeichnete Spalt entspricht nur dem vertikalen Teile des Gebildes, das GAUPP bei *Lacerta* als Fissura metotica bezeichnet. Inwieweit sein horizontaler Teil, der bei *Lacerta* die mediale Ohrkapselwand in ihrer hinteren Partie von der Basalplatte trennt, bei Schildkröten ausgebildet wird, müssen Untersuchungen an jüngeren Embryonen zeigen. Bei der Verknöcherung wird er namentlich bei *Dermochelys* und *Chelonia* bedeutend eingeengt, besonders in seinem oberen Teile, bleibt aber sonst einheitlich wie beim Embryo erhalten, als Foramen jugulare anterius. Durch diese Öffnung tritt einmal die Vena jugularis interna aus, die die um das Gehirn liegenden Venensinus nach außen ableitet; sie liegt in der oberen Hälfte der Öffnung (Taf. 10 Fig. 54 v. j); unter ihr treten Nervus vagus und accessorius durch die Fissur (Taf. 10 Fig. 54 X + XI); unter den Nerven zieht bei *Dermochelys* noch eine kleinere Vene aus dem Cavum cranii heraus (Taf. 4 Fig. 25). Den übrigen Raum in dem Spalt nimmt perilymphatisches Gewebe ein, das auch noch die Vagus-Accessorius-Gruppe umgreift. Lateral von dem Recessus scalae tympani, nur im lateralen Teile der Fissura metotica, zieht der N. glossopharyngeus (Taf. 4 Fig. 23—25; Taf. 10 Fig. 54) aus dem For. ext. n. glossopharyngei nach hinten außen.

GAUPP berichtet (1905b, p. 788), infolge des Verhaltens des N. glossopharyngeus sei ein Foramen perilymphaticum bei *Chelonia* nicht vorhanden. Dieser sei in seine jetzige Lage gekommen durch eine Einengung des Recessus scalae tympani. „Die innere Öffnung des Nervenloches bei *Chelonia* entspricht der Apertura medialis, die äußere der Apertura lateralis des Recessus bei *Lacerta*... Jedenfalls ist bei jener Auffassung selbstverständlich, daß ein besonderes Foramen perilymphaticum fehlen muß.“ Ich vermag dieser Auffassung nicht beizustimmen. Ich finde an demselben Objekte, und ebenso bei *Dermochelys* und *Chelydra*, die Verhältnisse um den Recessus scalae tympani genau so wie bei *Lacerta* (VERSLUYS, 1897), abgesehen von dem abweichenden Verhalten des Glossopharyngeus.<sup>1)</sup> Auch bestehen am Chondrocranium von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* dieselben drei Kommunikationen, wie sie GAUPP für *Lacerta*

*Trionyx subplanus*, die mir Herr Dr. VERSLUYS in liebenswürdiger Weise zeigte, finden sich sehr weite, durch Venen ausgefüllte Canales hypoperilymphatici.

1) Es ist übrigens möglich, daß der Verlauf des Glossopharyngeus durch die Ohrkapsel ein primitives Merkmal bei Schildkröten ist, denn auch manche Selachier zeigen ein ähnliches Verhalten (GEGENBAUR, 1872, p. 45).

beschreibt (1900, p. 447): von der Schädelhöhle nach außen, von der Ohrkapselhöhle nach außen und von der Ohrkapselhöhle in die Schädelhöhle. Somit ist auch eine Apertura medialis rec. sc. tymp. nach dem Gehirn zu in der Fissura metotica und eine Apertura lateralis rec. sc. tymp. (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27; Taf. 10 Fig. 54 *ap. l. r. s. t.*) vorhanden. Daß es in letzterer zur Bildung einer Membrana tympani secundaria kommt, ist kaum anzunehmen. Der ganze innere Teil des Cavum tympani scheint bei *Chelonia* und *Dermochelys* nicht im Dienste des Gehörs zu stehen. Soweit er nicht von den durchziehenden Gefäßen und Nerven und der Columella auris in Anspruch genommen wird, ist er durch lockeres Bindegewebe ausgefüllt. Die Paukenhöhlenschleimhaut, die aus dem inneren Teil des Cavum tympani ganz zurückgewichen und nur in dem vorderen Teil des Cavum tympani, im Quadratum, ausgespannt ist, zieht bis in den Canalis columellae auris; nach unten kleidet sie eine bei *Dermochelys* und *Chelonia* ziemlich weite Öffnung, die Tuba auditiva, aus, die eine Kommunikation mit der Mundhöhle herstellt (Taf. 5 Fig. 28, 29; Taf. 10 Fig. 56 *t. aud.*), und geht in die Schleimhaut der letzteren über. Bei *Chelydra* ist beim reifen Embryo eine Incisura columellae auris des Quadratus noch offen und die Tuba verhältnismäßig eng; bei erwachsenen Chelydriden verläuft sie gerade an der Hinterwand des Quadratus, die die Incisura columellae auris zum Foramen geschlossen hat, in einer an dem Knochen deutlich markierten, horizontal verlaufenden Rinne her.

In den inneren Raum des Cavum tympani öffnet sich bei unseren drei Schildkröten unten an der hinteren Außenwand der Ohrkapsel die Fenestra ovalis (Taf. 5 Fig. 28, 29; Taf. 10 Fig. 55, 56 *fe. ov.*), in die sich die Schlußplatte der Columella auris einpaßt. Das Knorpelstück, das sie von dem Foramen perilymphaticum abtrennt, wird beim erwachsenen Tiere zu dem früher genannten Laqueus Oweni (S. 29), der bei *Dermochelys* schlanker ist als bei *Chelonia* und *Chelydra*; durch seinen Oberteil tritt der N. glossopharyngeus in den lateralen Teil der Fissura metotica.

An der medialen Wandung der Ohrkapsel findet man vorn in der unteren Hälfte eine tiefe Nische, die wir schon am knöchernen Schädel als Fossa acusticofacialis kennen gelernt haben (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 8 Fig. 39; Taf. 10 Fig. 58 *f. af.*); bei *Dermochelys* ist sie etwas stärker ausgebildet als bei *Chelonia*; bei *Chelydra* ist die Grube ziemlich flach. Durch die Fossa acusticofacialis treten N. acusticus und facialis aus der Hirnhöhle. Letzterer durchbohrt die

vordere Ohrkapselkuppel schräg nach unten vorn (Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 39; Taf. 10 Fig. 58 VII, vgl. S. 30); der N. acusticus tritt in die Ohrkapsel und zwar durch zwei Foramina beim Embryo von *Dermochelys* und *Chelonia*, wie dies GAUPP (1905b) für *Chelonia* schon angibt, und durch drei Foramina beim Embryo von *Chelydra*. Die Foramina acustica fallen zum Teil bei erwachsenen Tieren in den Bereich der knorpeligen medianen Vestibularwand und sind noch nicht völlig knöchern umrandet. Für *Dermochelys* wurde dies beschrieben (S. 31, 32); bei *Chelonia* ist es an dem abgebildeten Kopfe (Taf. 3 Fig. 19) ebenfalls noch für das Foramen acusticum posterius (f. VIII, 2) der Fall. Für Chelydriden erwähnt SIEBENROCK (1897, p. 270) bei *Macroclommys* drei Foramina acustica; das bei *Chelydra* dasselbe der Fall ist, scheint nicht bekannt zu sein. Das hinterste Foramen bei *Chelydra* (Taf. 3 Fig. 21 f. VIII, 2) dient dem Ramus posterior n. acustici; es liegt am weitesten ventral und eigentlich schon nicht mehr im Bereiche der Fossa acusticofacialis. Die beiden vorderen Foramina aber liegen nahe zusammen in der Fossa acusticofacialis, das vorderste (f. VIII, 1) für den Hauptast des Ramus anterior, das mittlere, kleinste Foramen (acusticum medium f. VIII, m) für den sich vom Ramus anterior abspaltenden Ramus sacculi anterior (RETZIUS). Das Foramen posterius n. acustici liegt bei dem halberwachsenen Kopfe (Taf. 3 Fig. 21 f. VIII, 2) im Bereiche der knorpeligen Vestibularwand am Hinterrande des Prooticums und muß bei einem mir zur Verfügung stehenden, wenig größeren macerierten Schädel ebenda gelegen sein, da am Prooticum eine ganz flache Incisur eben sichtbar wird.

Etwa auf der halben Höhe der medialen Ohrkapselwand in der Gegend gerade hinter und über der Fossa acusticofacialis öffnet sich bei den Embryonen ein Foramen endolymphaticum in die Schädelhöhle (Taf. 5 Fig. 30; Taf. 8 Fig. 38; Taf. 10 Fig. 57; S. 91 Fig. C, D, E; S. 93 Fig. F). Durch dieses tritt aber nicht nur der Ductus endolymphaticus, sondern sowohl bei *Dermochelys* wie bei *Chelonia* und *Chelydra* auch kleine Venen (S. 91 Fig. C—E; S. 93 Fig. F; Taf. 8 Fig. 38).

Hinter dem Foramen endolymphaticum und etwas tiefer als dieses, etwa in der Mitte zwischen Fissura metotica und Fossa acusticofacialis, trifft man auf das Foramen internum pro nervo glossopharyngeo in der medialen Ohrkapselwand (S. 91 Fig. C—E; S. 93 Fig. F f. int. IX; vgl. S. 86).

Aus der Ohrkapsel der Embryonen von *Dermochelys*, *Chelonia*



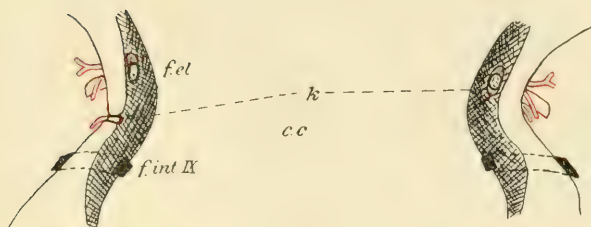


Fig. C.

*Chelonia midas*, Embryo; schematische Rekonstruktion eines Teiles der medialen Ohrkapselwände, um die Lage der Foramina darin zu zeigen. 15,6:1.

*k* Gefäß (vgl. Text S. 92); *c. c* Cavum cranii.

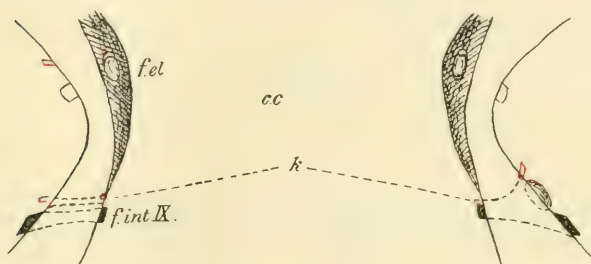


Fig. D.

*Dermochelys coriacea*, Embryo A; schematische Rekonstruktion wie Fig. C. 15,6:1.

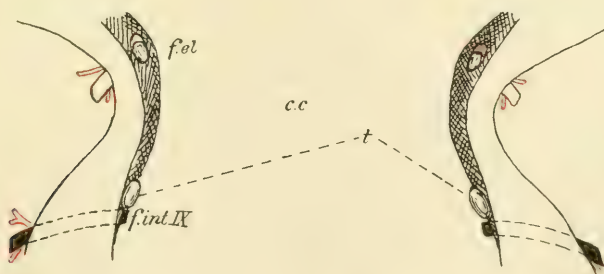


Fig. E.

*Dermochelys coriacea*, Embryo B; schematische Rekonstruktion wie Fig. C und D. 15,6:1.

*t* isoliertes Knorpelstück an der medialen Ohrkapselwand (vgl. Taf. 5 Fig. 28).

und *Chelydra* treten weiter auch Gefäße aus, die aber ein sehr unregelmäßiges Verhalten zeigen. So finde ich bei dem *Chelonia*-Embryo (S. 91 Fig. C) zwischen dem Foramen endolymphaticum und dem Foramen internum n. glossopharyngei ein kleines Gefäßloch in der linken medialen Ohrkapselwand; rechts dagegen mündet dasselbe Gefäß (S. 91 Fig. C k) hinter den obengenannten, beiderseits regelmäßig in das Foramen endolymphaticum mündenden Gefäßen ebenfalls in dieses, ist also etwas weiter nach vorn verlegt. Bei *Dermochelys* zeigt die Serie von A (S. 91 Fig. D) das entsprechende Gefäß (k) links etwas über dem Foramen internum n. glossopharyngei und rechts ganz dicht bei diesem, etwas davor, aber noch durch eine schmale Knorpelspange auf der Innenseite der Ohrkapselwand von ihm getrennt. Bei der anderen Serie B (S. 91 Fig. E) dagegen ist das Gefäßloch auf beiden Seiten mit dem For. int. n. glossopharyngei verschmolzen. Bei *Dermochelys* und auch bei *Chelonia* handelt es sich hier anscheinend um dasselbe Gefäß, eine aus der Utriculusregion kommende kleine Vene, die in die großen Venensinus in der Gehirnhöhle einmündet. Bei *Chelonia* liegt die Vene weiter vorn und kann bis in das Foramen endolymphaticum nach vorn verlegt sein; bei *Dermochelys* dagegen kann sie nach hinten, zum For. int. n. glossopharyngei, gelangen. GAUPP (1905b, p. 788) hat bei seinem *Chelonia*-Embryo ein Gefäßloch vor dem Foramen endolymphaticum angetroffen, das ich bei meinem *Chelonia*-Embryo nicht finden kann. Bei der erwachsenen *Chelonia* jedoch sieht man beiderseits im vorderen Oberrand der knorplig gebliebenen, medialen Vestibularwand je zwei kleine Foramina, von denen hier das vordere (Taf. 3 Fig. 19 g), entsprechend dem GAUPP'schen Befunde, wie man aus darin enthaltener geronnener Blutmasse schließen kann, der Vene zum Durchtritt dient, während das hintere, etwas tiefer gelegene und geräumigere Foramen das Foramen endolymphaticum (Taf. 3 Fig. 19 f. el) darstellt. Dagegen vermißt man bei der erwachsenen *Dermochelys* (VII, Taf. 3 Fig. 17) das Gefäßloch wie das Foramen endolymphaticum. Das Fehlen des ersteren erklärt sich leicht aus den embryonalen Verhältnissen; für das Foramen endolymphaticum aber muß man hier eine Rückbildung annehmen. Dies ist um so eher möglich, als auch bei Embryonen von *Dermochelys* und *Chelonia* der Ductus endolymphaticus die Knorpelwand nur gerade noch durchbricht und dann an der Dura mater oder sogar schon am Perichondrium endet. Eine Fortsetzung des Ductus endolymphaticus in einen Saccus endo-

lymphaticus zwischen Dura mater und Gehirnhöhle kann ich bei den Embryonen von *Dermochelys* und *Chelonia* nicht finden, trotzdem es RETZIUS (1884, p. 13) nach HASSE für *Chelonia* angibt. Allerdings ist es möglich, daß meine Schnitte ihrer ziemlichen Dicke wegen zur Feststellung einer ganz feinen Kommunikation an dieser Stelle nicht geeignet waren. *Chelydra* aber weicht, vorausgesetzt, daß meine Angabe für *Dermochelys* und *Chelonia* zutrifft, vor allem dadurch ab, daß ein ziemlich großer Saccus endolymphaticus (Taf. 10 Fig. 55, 56, S. 93 Fig. F sa.el) vom Foramen endolymphaticum ausgeht und sich nach hinten dorsal auf das Gehirn, zwischen dieses

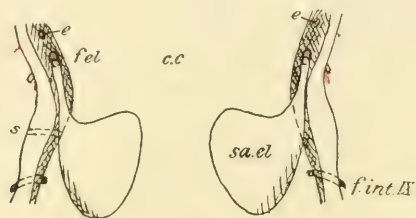


Fig. F.

*Chelydra serpentina*, Embryo; schematische Rekonstruktion wie Fig. C—E. 15,6:1.  
e Venenloch (s. unten), s bindegewebig geschlossene Öffnung auf der linken Seite (s. unten).

und die Venensinus unter dem Tectum cranii legt, bis fast in die Region der Fissura metotica, wo er blind endet (wie dies schon RETZIUS 1884, p. 25 bemerkt). Wie erwähnt, dient auch das Foramen endolymphaticum von *Chelydra* einer Vene zum Durchtritt; eine weitere kleine Vene tritt vor dem Foramen endolymphaticum und etwas höher als dieses aus der Ohrkapsel in den Schädelraum (S. 93 Fig. F e). Von weiteren Öffnungen in dieser Gegend findet sich bei *Chelydra* etwas vor und über dem Foramen internum pro nervo glossopharyngeo beim Embryo in der Knorpelwand nur auf der linken Seite (S. 93 Fig. F s) eine kleine Öffnung, die aber bindegewebig geschlossen ist und wahrscheinlich eine rein zufällige Bildung darstellt. Bei mehr erwachsenen Tieren findet man sowohl das Foramen endolymphaticum bei — dem auf Taf. 3 Fig. 21 [f.el] abgebildeten Objekte an der Grenze von knöcherner [Supraoccipitale] und knorpeliger Vestibularwand, bei einem etwas größeren Schädel an derselben Stelle, wie eine Rinne am Supraoccipitale beweist — wie das davor gelegene Foramen für die Vene (Taf. 3 Fig. 22 e); dieses liegt ganz im knöchernen Supraoccipitale.



Bei dem Embryo B von *Dermochelys* finde ich an der medialen Ohrkapselwand eine merkwürdige Bildung. In dem Niveau des Canalis semicircularis posterior, kurz bevor dieser in den Sinus utriculi superior einmündet, fast senkrecht über dem Foramen int. n. glossopharyngei liegt jederseits ein kleines Knorpelstück (Taf. 5 Fig. 28; S. 91 Fig. E t) außen an dem Perichondrium der Ohrkapsel, wo hier schon perichondrale Verknöcherung beginnt. Die Knorpel unterscheiden sich auf den Schnitten im Farbton des Hämatoxylin's etwas von der Tinktion der Ohrkapsel, haben aber ganz die typische Struktur des hyalinen Knorpels. Welche Bedeutung diesen isolierten Knorpelstückchen zukommt, ist schwer zu sagen; zur primordialen Ohrkapsel stehen sie augenscheinlich in keiner Beziehung.

In der lateralen Wand der Ohrkapsel findet sich bei *Dermochelys* ein kleines Foramen für ein Gefäß (Taf. 5 Fig. 29 b), das sich aus dem Canalis semicircularis externus, in der Höhe des Vorderteiles des Pessulus externus und hinter der Ampulla externa nach außen öffnet. Es findet sich bei A beiderseits, bei B aber ist es mit Sicherheit nur auf der rechten Seite nachweisbar; bei *Chelonia* fehlt das Foramen wenigstens bei dem mir vorliegenden Embryo ganz und ebenso bei *Chelydra*. Dasselbe Gefäßloch haben wir bei der erwachsenen *Dermochelys* bereits kennen gelernt; es findet sich als enger Kanal vorn am Prooticum in der Lücke zwischen diesem, dem Opisthoticum und dem Supraoccipitale und wird entweder teilweise vom Prooticum und dem Knorpel, der die Lücke ausfüllt, gebildet oder liegt ganz in diesem (vgl. S. 32).

Nach hinten außen verlängert sich die Ohrkapsel in einen sehr kräftigen Processus paroticus (Taf. 4 Fig. 23; Taf. 10 Fig. 54 *pr. pa*), an dessen mediale Seite sich der Arcus occipitalis anlegt; ersterer zieht dann bis zum Squamosum nach außen, hinter dem Quadratum vorbei. Bei *Dermochelys* bleibt bekanntlich dieses äußerste Ende des Processus paroticus dauernd knorpelig, so daß eine knöcherne Verbindung zwischen Opisthoticum und Quadratum nicht zustande kommt (vgl. S. 26).

Die mediale Ohrkapselwand setzt sich nach vorn, soweit sie nicht durch das große Foramen prooticum für den Trigeminus vorn unten eingeschnitten ist, bei *Chelonia* in die laterale Wand der Regio orbitalis kontinuierlich fort, während bei *Dermochelys* ein von unten, vom Foramen prooticum, eindringender, durch Bindegewebe erfüllter Spalt beide Regionen bis ziemlich hoch oben trennt (S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L). Die vordere Ohrkapselkuppel, die vorderste Kante des Prooticums beim Erwachsenen, liegt unter und mehr

lateral von diesem Spalt bei *Dermochelys* und der kontinuierlichen Verbindung bei *Chelonia*. Bei der erwachsenen *Chelonia* (Taf. 3 Fig. 19) findet sich wie beim reifen Embryo eine kontinuierliche Verbindung der knorpligen Schädelwand von Labyrinth- und Orbitalregion über dem Foramen prooticum. Aber auch bei *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17) bleiben die embryonalen Verhältnisse, wenn auch der Spalt an einer Stelle nur noch als Naht vorhanden ist; eigentlich sollte man bei ihr erwarten, daß bei der sonst in der Orbitalregion auftretenden progressiven Vermehrung des Knorpels die Wandung der Gehirnhöhle an dieser Stelle einheitlich würde. Im Gegensatz zu *Dermochelys* und *Chelonia* steht *Chelydra* dadurch, daß bei ihr die knorplige Seitenwand des Craniums in der Orbitalgegend schon beim Embryo sehr schwach ausgebildet ist; man kann daher von einer Verbindung der Seitenwand der Ohrkapsel mit der Seitenwand der Orbitalregion kaum reden, da letztere einzig repräsentiert wird durch ein dünnes Knorpelstückchen, das sich von der medialen Seite der Ohrkapsel nach vorn an die bereits mächtig entwickelten Descensus parietales, die so die eigentliche Seitenwand der Orbitalregion darstellen, anlegt (S. 113, Fig. M, N); das Knorpelstückchen erscheint mehr als ein Fortsatz der Ohrkapsel. Es bleibt auch bei Erwachsenen knorplig erhalten und ist auf Taf. 3 Fig. 21 über dem Foramen sphenoidale (*f. sph*) zu sehen. Die mit ihm durch einen außerordentlich dünnen Knorpelstreif verbundene, nur vor dem Supraoccipitale in der Seitenwand gelegene dreieckige Knorpelpartie darüber, die in den Knorpelrest des Tectum cranii übergeht, ist beim Embryo nur als lateraler, etwas nach unten gebogener Teil des Tectum cranii entwickelt. Die beschriebenen Knorpelstücke repräsentieren wohl die hinteren Abschnitte einer bei den Vorfahren von *Chelydra* vollständigen knorpligen Schädelwand in der Orbitalregion. Und da sie sich dicht an das Prooticum und Supraoccipitale anschließen, geht daraus hervor, daß bei *Chelydra* wie bei *Chelonia* der Spalt fehlt, der bei *Dermochelys* die knorplige Schädelwandung der Orbitalregion von Prooticum und Supraoccipitale trennt. Die Ausdehnung des Knorpelskelets bei *Chelydra* scheint mit dem Alter zuzunehmen, und es ist daher möglich, daß ältere Exemplare auch in dieser Gegend mehr Knorpel aufweisen.

Bei *Chelonia* bleibt im erwachsenen Zustande (Taf. 3 Fig. 19) vor dem Vorderrande des Seitenteils des Supraoccipitales nur ein schmaler Knorpelsaum, der sich nach unten vorn in das Knorpelband über dem Foramen prooticum (Taf. 3 Fig. 19 *f. V*) fortsetzt.

Die beim Embryo kontinuierliche Seitenwand ist jetzt ganz rückgebildet, wohl weil sie durch den oberen, breitflächigen Teil des Descensus parietalis funktionell ersetzt wird.<sup>1)</sup>

Bei *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17) dagegen fällt diese Ursache für die Rückbildung des fraglichen Teiles der cranialen Seitenwand fort: so sehen wir ihn oben in Zusammenhang mit dem mächtig ausgebildeten Tectum cranii als einheitliche Fläche erhalten. Bestehen bleibt jedoch der bindegewebig geschlossene Spalt zwischen der Labyrinth- und Orbitalregion, wie oben bereits betont wurde.

Wenden wir uns jetzt dem Inneren der Ohrkapsel zu, so mag zunächst bemerkt werden, daß der akustische Apparat, den sie beherbergt, bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* keinerlei wesentliche Unterschiede aufweist, was das grob Anatomische anlangt; auf Einzelheiten in den Weichteilen einzugehen, kann meine Aufgabe hier nicht sein. Über das Gehörorgan von *Chelonia* findet man bei HASSE (1871) und C. K. HOFFMANN (1890) und für *Chelydra serpentina* bei RETZIUS (1884) ausführliche Angaben. Des letzteren Autors sehr übersichtliche Abbildungen vom häutigen Labyrinth der *Chelydra* können auch zur Veranschaulichung des in der Form sehr nahekommenden Organs bei *Dermochelys* und *Chelonia* dienen.

Die Ausgestaltung der knorpeligen Ohrkapsel in ihrem Inneren ist bei unseren Arten ziemlich einfach entsprechend der gedrängten Form des häutigen Labyrinths; sie ist annähernd die gleiche bei *Dermochelys* und *Chelonia*, während *Chelydra* mehr abseits steht, indem bei ihr, wie dies ja auch für das äußere Relief der Ohrkapsel gilt, die einzelnen Räume mehr gegeneinander abgesetzt sind als bei den beiden anderen.

1) Auf einer Abbildung C. K. HOFFMANN's (1890, tab. 18, fig. 1) ist bei einem 8 cm langen Kopfe von *Chelonia midas* die knorpelige Schädelseitenwand an dieser Stelle noch vollständig. Ob dies allerdings ganz richtig ist, möchte ich fast in Zweifel ziehen, denn HOFFMANN gibt auch die großen, bindegewebig geschlossenen Foramina der hinteren Orbitalregion mit (blauer) Knorpelfarbe an und zeichnet mitten in die einheitlich geschlossene Knorpelfläche darüber eine eigenartig gebogene Grenzlinie, deren Bedeutung nicht recht klar ist; ihr Verlauf entspricht etwa dem des Vorderrandes der Descensus parietales; erst vor letzteren beginnt bei dem in Taf. 3 Fig. 19 abgebildeten Exemplare die geschlossene knorpelige Seitenwand der Orbitalregion, während sich dahinter in diesem Stadium nur Bindegewebe findet (das mediale Periost der Parietalfleiser mit der Dura mater). Möglicherweise bedeutet die Linie bei HOFFMANN dasselbe, und hinter ihr wäre wie in den Foramina irrtümlich durch die Farbe Knorpel angegeben.



Im Innern der Ohrkapsel besteht zunächst ein einheitlicher großer Binnenraum, das Vestibulum, das nicht wie bei *Lacerta* durch ein Septum intervestibulare geteilt wird. Von dem Vestibulum werden die drei Canales semicirculares (externus, anterior und posterior) auch in dem knorpligen Labyrinth gesondert, aber nur durch ziemlich schmale Spangen, Pessuli (vgl. S. 28), wenigstens bei *Dermochelys* und *Chelonia*, während dieselben Bildungen bei *Chelydra* mehr an die breitflächigen Septa bei *Lacerta* erinnern. Im Folgenden schildere ich nur *Dermochelys* und *Chelonia*, die annähernd dieselben Verhältnisse aufweisen. Die Pessuli gehen in drei aufeinander senkrechten Richtungen von einem Punkte der lateralen Ohrkapselwand aus, so daß hier an einer Stelle eine beträchtliche Knorpelanhäufung entsteht. Der gemeinsame Ursprungsort liegt etwa in der Mitte der äußeren Ohrkapselwand über dem Canalis semicircularis externus (Taf. 5 Fig. 29); von hier aus geht die Spange, die diesen Kanal im Knorpel gegen das Vestibulum abgrenzt, der Pessulus (vestibuli) externus (Taf. 5 Fig. 29 *pess. e*), nach unten und etwas lateral und trifft über der Fenestra ovalis auf die Wandung des Vestibulums. Der Pessulus (vestibuli) anterior (Taf. 5 Fig. 30; Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 38, 39 *pess. a*) trennt in der knorpligen Ohrkapsel einen kurzen Canalis semicircularis anterior (Taf. 5 Fig. 30; Taf. 8 Fig. 39 *can. s. a*) ab; er zieht nach vorn, medialwärts (im Winkel von etwa  $45^{\circ}$  zur Medianebene des Schädels) und etwas nach unten durch die Ohrkapsel und trifft deren mediale Wand wieder über der Fossa acusticofacialis. Ebenso, nur nach hinten, ist die dritte Spange, der Pessulus (vestibuli) posterior (Taf. 4 Fig. 26; Taf. 5 Fig. 27—29; Taf. 8 Fig. 37 *pess. p*) gerichtet; er trifft die mediale Wand der Ohrkapsel da, wo diese bereits in die Fissura metotica umbiegt.

An der Innenwand der Ohrkapsel sind Einbuchtungen einmal für die drei Kanäle des Labyrinths; sie bilden mit den Pessuli die drei Canales semicirculares des knorpligen Labyrinths, die aber wegen der geringen Flächenausdehnung der Pessuli hier wohl ebenso wenig wie im knöchernen Labyrinth den Namen Kanäle verdienen (*Chelydra* ist ausgenommen). Dann enthält eine obere Aussackung, der Recessus pro sinu superiore utriculi (Taf. 5 Fig. 29 *rec. p. s. s. utr*), zwischen Pessulus anterior und posterior, den Sinus utriculi superior. Eine bei *Dermochelys* und *Chelonia* wenig tiefe, bei *Chelydra* im Vergleich dazu viel tiefere und breitere Ausbuchtung nach unten, ein Cavum cochleare (Taf. 5 Fig. 28, 29; Taf. 10 Fig. 55, 56 *c. co*), enthält die nicht sehr stark entwickelte Lagena (*lg* der Figuren), den unteren Teil des

Sacculus und den Ductus perilymphaticus, soweit dieser innerhalb der Ohrkapsel liegt.

Vom Vestibulum aus gesehen öffnen sich also in dieses auf der Vorderseite, infolge der Lage und Gestalt des Pessulus vestibuli anterior, ziemlich hoch oben das Orificium (inferius) can. sem. ant., das mit kurzer Rinne an der Wand in den vorderen Raum des Vestibulums ausläuft. Letzterer beherbergt die Ampulla anterior und externa sowie den Recessus utriculi, ohne daß für die Ampullen ein durch Leisten und auffallende Wülste abgegrenzter Raum gesondert ist (vgl. S. 32, Fovea major). Von der lateralen Seitenwand her mündet der Canalis semicircularis externus durch das Orificium (anterior) can. sem. ext. Die häutigen Canales semicirculares externus und anterior und ihre Ampullen sind nicht durch Skeletbildung getrennt, sondern beide liegen dicht nebeneinander im vorderen Vestibularaum. Oben öffnet sich auf der medialen Seite gegen den Binnenraum das Foramen pro sinu superiore utriculi. Es führt in den Recessus vestibuli superior, der den Sinus utriculi superior enthält; in diesen Recessus geht von vorn und lateral das Orificium (superius) can. sem. ant., von hinten und lateral das Orificium (superius) can. sem. post.

Der hintere Raum des Vestibulums enthält die Ampulla posterior und ist mehr als ein typischer Recessus (amp. post) gegen den übrigen größeren Binnenraum abgesondert, als dies bei dem Teil der Fall ist, in dem die beiden vorderen Ampullen liegen. In ihn öffnen sich von oben das Orificium (inferius) can. sem. post. und von der lateralen Seite das Orificium (posterius) can. sem. ext. Die beiden Bogengänge liegen hier durch die Kürze der eigentlichen Kanäle im Skelet ebenso in gemeinsamem Hohlraume nebeneinander, wie dies vorn bei den Can. sem. ant. und ext. der Fall ist. Aus dem unteren Rand des Recessus ampullae posterior tritt der Nervus glossopharyngeus durch sein äußeres Foramen wieder aus der Ohrkapsel. Weitere Foramina, die sich in den Binnenraum der Ohrkapsel öffnen, sind die schon genannten: an der medialen Wand die For. ant. und post. (und med. bei *Chelydra*) n. acustici, das For. int. n. glossopharyngei, das For. endolymphaticum, das die mediale Wand schräg nach oben durchsetzt, und kleine Gefäßöffnungen in verschiedener Anzahl und Ausbildung (vgl. S. 90). An der unteren Außenwand befindet sich die Fenestra ovalis; etwas tiefer als diese an der hinteren Wand das Foramen perilymphaticum und darunter die beschriebene kleinere Öffnung des Canalis hypoperilymphaticus; beide

treten aus gemeinsamer Nische nach außen und liegen schon sehr tief, in und unter dem Niveau der oberen Fläche der Basalplatte (Taf. 5 Fig. 28, 29; Taf. 8 Fig. 37). Noch etwas mehr ventralwärts geht der davor gelegene Teil des Bodens der Ohrkapsel, der die Lagena und den unteren Teil des häutigen Labyrinths enthält; er ist bei *Dermochelys* und *Chelonia* nicht so scharf gegen den oberen Raum abgesondert wie bei *Chelydra* (Taf. 10 Fig. 55), aber doch auch bei diesen seiner ganzen Lage nach als Cavum cochleare (*c. co*) zu bezeichnen; er wird von der lateralen Partie der Basalplatte, die sich noch hier mit der Ohrkapsel kontinuierlich verbindet, abgeschlossen. GAUPP bestreitet zwar (1905b, p. 788), daß bei Schildkröten eine in die Basalplatte vordringende Pars cochlearis vorhanden ist, während er sie bei *Lacerta* konstatiert (1900). Wie ein Vergleich der Abbildung eines Querschnittes von *Lacerta* (GAUPP, 1900, tab. 46/47, fig. 17) mit einem solchen aus der gleichen Region bei *Chelonia* oder *Dermochelys* oder gar *Chelydra* sofort zeigt, besteht hier kein Unterschied, namentlich *Chelydra* gegenüber nicht, während sich bei *Dermochelys* und *Chelonia* der untere Teil der Ohrkapsel etwas mehr gegen die Basalplatte abhebt. Aber auch hier kann man sehr wohl davon sprechen, daß die Pars cochlearis in der lateralen Basalplatte liegt, wie bei den anderen und bei *Lacerta*. Eine scharfe Abgrenzung der Ohrkapsel gegen die Basalplatte wird sich in dieser Region überhaupt kaum durchführen lassen, wie übrigens anderweit auch (vgl. GAUPP, 1900, p. 508, 509). Eine Einteilung der basicapsulären Verbindung in einen post- und präfacialen Abschnitt, wie sie GAUPP bei *Lacerta* durchführt, ist auch hier möglich, jedoch wird man vielleicht statt vom Foramen int. n. facialis von der Fossa acusticofacialis ausgehen, in der dieses liegt.

Große Unterschiede zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* sind in der knorpiligen Ohrkapsel nicht vorhanden; daß sich die Ohrkapsel bei *Chelydra* in ihrer ganzen Gestalt von diesen beiden entfernt, wurde schon angeführt und ebenso alle geringfügigeren Differenzen zwischen den einzelnen Formen.

Die Verknöcherung im Bereiche der Ohrkapsel ist auf vorliegenden Jugendstadien bei *Dermochelys*, bei *Chelonia* und bei *Chelydra* noch ziemlich gering und beschränkt sich auf perichondrale Lamellen. Die im Bereiche der Ohrkapsel auftretenden Knochen sind das Prooticum, das Opisthoticum und die nach unten gerichteten Seitenteile des Supraoccipitales. Von einem gesonderten Epioticum, wie es PARKER für *Chelonia midas* angibt, finde ich nirgends eine Andeutung, weder bei *Chelonia* noch bei *Chelydra* oder bei



*Dermochelys*. Größere Knorpelmengen bleiben in der Regio otica der erwachsenen Tiere regelmäßig erhalten, bei *Dermochelys* entsprechend ihrem übrigen Verhalten in diesem Punkte durchgängig in weiterer Ausdehnung als bei *Chelonia* und bei dieser wieder in höherem Maße als bei *Chelydra*. — So bleibt der allergrößte Teil der medialen Ohrkapselwand bei *Dermochelys* und *Chelonia* zeitlebens knorplig (Taf. 3 Fig. 17, 19); im Bereiche dieses Knorpels liegt das Foramen int. n. glossopharyngei (*f. int. IX*) und bei *Chelonia* außerdem noch das Foramen endolymphaticum (*f. el*) und ein Gefäßloch (*g*); bei *Dermochelys* VII befindet sich auch noch der größte Teil der Fossa acusticofacialis (*f. af*) im Knorpel; auch bei der halberwachsenen *Chelydra* (Taf. 3 Fig. 21) wird die mediane Vestibularwand noch knorplig verschlossen, wenn auch nicht in der Ausdehnung wie bei *Dermochelys* und *Chelonia*. — Weiter findet sich bei *Dermochelys* an der Stelle, wo Supraoccipitale, Prooticum und Opisthoticum in der Fossa temporalis zusammentreffen, eine ziemlich umfangreiche, knorplig geschlossene Lücke, die bereits mehrfach erwähnt wurde (S. 25, 32). Bei *Chelonia* ist der Knorpel hier zwischen den Ossa periotica in geringerem Maße auch vorhanden, verschwindet aber wohl bei alten Exemplaren ganz oder fast ganz; bei *Chelydra* findet sich bei halb erwachsenen Exemplaren an der betreffenden Stelle nichts von einer Lücke zwischen den Knochen und von Knorpel darin. Dann bleibt fast der ganze Abschnitt der Ohrkapsel, der in den Bereich der basicapsulären Verbindung fällt und den Boden des Vestibulum bildet, knorplig, sowohl bei *Dermochelys* als auch bei *Chelonia* und in geringem Maße bei *Chelydra*. Dieser Knorpel füllt am ausgebildeten Schädel die Vertiefung zwischen Basisphenoid, Basisoccipitale und Pterygoid auf deren Oberseite aus und schließt hier die Fenestra ovalis und das Foramen perilymphaticum von unten ab; der Canalis hypoperilymphaticus muß ganz in seinem Bereiche liegen, falls er beim Erwachsenen noch vorhanden ist, was ich nicht feststellen konnte. Weiter vervollständigt der Knorpel das Foramen jugulare anterius von unten. Bei *Dermochelys* beteiligt sich Knorpel auch noch an den drei Pessuli vestibuli, die nicht sehr vollkommen verknöchern, wie wir früher sahen. Der Verlauf der Verknöcherung zeitigt hier schließlich (am macerierten Schädel) ganz andere Verhältnisse als bei *Chelonia* oder *Chelydra*, aber die Ausbildung des harten Labyrinths ist dem Grundplane nach durchgehends dieselbe. Bei *Chelonia* und *Chelydra* ist der Knorpel in den Pessuli des Labyrinthes immer ganz durch Knochen verdrängt.

Geringere Knorpelreste finden sich bei *Dermochelys* außerdem überall zwischen den drei Ossa periotica sowie im Bereiche der früheren basicapsulären Verbindung. Die aneinanderstoßenden Ersatzknochen des macerierten Schädels zeigen hier auch überall jene eigenartig wulstige Berührungsfläche (s. S. 26).

Die Columella auris bei den mir vorliegenden Embryonen von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* (Taf. 4 Fig. 25, 26; Taf. 5 Fig. 27—29; Taf. 8 Fig. 38, 39; Taf. 10 Fig. 55—58) ist ein einheitliches Gebilde, an dem Stiel, Insertionsteil (*col. au. i*) und Fußplatte (*col. au. f*) voneinander wohl abgesetzt sind. Der Knorpel der Fußplatte und des größeren proximalen Teiles des Stiels zeigt eine perichondrale Knochenschale. Der Unterrand der Fußplatte von *Chelydra* ist unter der Ansatzfläche des Stieles medianwärts zur Basalplatte hin umgeknickt (Taf. 10 Fig. 56 *col. au. f*), obwohl sie diese als den unteren Rand der Fenestra ovalis auch erreichen würde wie bei *Dermochelys* und *Chelonia*, wenn der Knick nicht vorhanden wäre, da sie weit genug seitlich geht. Der Stiel ist etwas nach unten ausgebogen, da die Incisura columellae auris im Quadratum tiefer liegt als die Fenestra ovalis. Der Insertionsteil ist eine ziemlich beträchtliche Platte, die in das Tympanum eingebettet ist. Bei *Chelydra* ist der Insertionsteil im Trommelfell relativ am größten und in seiner hinteren Hälfte von hinten her eingekerbt (Taf. 10 Fig. 57). — Über das verschiedene Verhalten des Trommelfells beim Erwachsenen und beim Embryo wurde das Nähere schon mitgeteilt (S. 49); der dauernd knorpelig bleibende Extracolumellarteil der Columella auris ist gegen den schon beim Embryo peripher vollständig verknöcherten Stapes gerade abgesetzt.

Angaben zur Entwicklung der Columella auris kann ich wegen des Alters der mir vorliegenden Schildkrötenembryonen nicht machen. Mit diesem befaßt sich eine Arbeit von NOACK (1906), und auch FUCHS (1907c) gibt Bemerkungen dazu. — Beachtenswert sind diese Arbeiten übrigens auch dadurch, daß sie Rekonstruktionen der Ohrkapsel von *Emys* geben.

### Tectum cranii.

Das Tectum cranii, bei *Lacerta* und *Sphenodon* eine schmale Spange (Tectum synoticum GAUPP, 1900) mit einem nach oben und vorn gerichteten Processus ascendens tecti synotici, erscheint bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* in bedeutender Ausdehnung (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 4 Fig. 24—26; Taf. 5 Fig. 27—30; Taf. 6

Fig. 31—34: Taf. 8 Fig. 37—39; Taf. 10 Fig. 54—58; S. 107 Fig. H; S. 111 Fig. L; S. 113 Fig. N). Es bedeckt das Gehirn in der ganzen Regio occipitalis und Regio otica und setzt sich nach vorn in die Orbitalregion hinein fort. Mit den lateralen Teilen der Occipitalregion steht das Tectum cranii weder bei *Dermochelys* noch bei *Chelonia* und *Chelydra* in direkter Verbindung (GAUPP; s. S. 85); es dehnt sich aber, als oberer Abschluß des Foramen magnum, beträchtlich nach hinten aus und endet erst über dem Hinterrande des Condylus-teiles der Basalplatte bei *Dermochelys*, bei *Chelonia* nur wenig, bei *Chelydra* aber ziemlich viel weiter hinten als bei *Dermochelys*. Das Tectum cranii ist bis auf dieses hinterste, abgerundete Ende längs konkav, als Dach des Cavum cranii. Die am Supraoccipitale des erwachsenen Schädels so scharf nach unten heraustretende Leiste, die Crista supraoccipitalis, ist nicht knorplig vorgebildet, auch bei *Chelydra* nicht, wo sie am Knochenschädel in sehr starker sagittaler Ausdehnung erscheint.

Die lateralen Teile des Tectum cranii verlaufen kontinuierlich in die mediale Ohrkapselwandung; eigenartig ist das Verhalten des vorderen Teiles des Tectum cranii in der Orbitalregion. Bei dem Embryo von *Chelonia* zeigten sich auf Querschnitten, die die Fossa acusticofacialis treffen, daß sich die mediane, horizontale Partie von den nach unten gebogenen seitlichen Teilen trennt (vgl. Taf. 8 Fig. 39). Bei *Dermochelys* und *Chelydra* tritt dasselbe erst weiter vorn, über dem Trigeminalganglion, ein. Die mediane Partie verschmälert sich bei *Chelonia* zusehends und läuft in der Höhe der Austrittsstellen von Nervus trochlearis und oculomotorius (durch die knorplige Schädelwand der Orbitalregion) ganz aus (S. 107 Fig. H); bei *Chelydra* (S. 113 Fig. N) verschmälert sich das Tectum cranii vor der Labyrinthregion, verbreitert sich über der Epiphyse wieder etwas und läuft dann spitz aus. Davor aber findet sich etwas vor der Höhe des Opticusaustritts sowie weiter vorn in der Höhe des Foramen palatinum posterius am knöchernen Schädel unter der Mediannaht der Parietalia und Frontalia je ein kleines unpaares Knorpelstück; beide können in dieser Lage nur Reste eines einst ausge-dehnteren Tectum cranii sein (auf S. 113 Fig. N ist nur das hinterste dieser Knorpelstücke [*t. c'*] abgebildet). Bei *Dermochelys* hört das Tectum cranii vorn erst über dem Opticusaustritt auf (S. 111 Fig. L), nachdem die mediane Platte über der Epiphyse vorher wieder etwas breiter geworden ist, ähnlich *Chelydra*, bei A ist das Tectum schon etwas ausgedehnter als bei B. Die lateralen Teile des Tectum cranii



setzen sich in die lateralen Seitenwände der Gehirnhöhle in der Orbitalregion und in die der Labyrinthregion kontinuierlich fort.

Dem Tectum cranii von *Chelonia* ist in der hinteren Partie zwischen den Ohrkapseln ein paariges, von einer kleinen Vene durchzogenes Foramen eigentümlich. Das Gefäß führt aus dem Bindegewebe zwischen dem Tectum cranii und den Parietalia in die venösen Sinus über dem Gehirne. Bei *Dermochelys* und *Chelydra* finde ich diese Foramina nicht.

Eine auffallende Bildung aber trifft man bei den Embryonen von *Dermochelys* und *Chelydra* in dem vorderen Teile des Tectum cranii. Unter der am erwachsenen Schädel so merkwürdigen medialen Verdünnung der Parietalia von *Dermochelys*, die sich, wenn auch nicht so auffallend, auch bei *Chelydra* (und *Chelonia*) findet, ist über der Epiphyse im knorpligen Tectum median ein deutliches kleines Foramen, daß durch perichondrales Bindegewebe verschlossen ist (Taf. 6 Fig. 34 *pf*). Der Gedanke an ein Parietalloch liegt hier sehr nahe; am Gehirn kann ich jedoch nichts von einer Bildung entdecken, die einem Parietalorgan ähnlich sähe.<sup>1)</sup>

Der hintere Teil des Tectum cranii verknöchert zusammen mit den dorsalen Teilen der Ohrkapseln als Supraoccipitale. Vor diesem Knochen aber bleiben Teile des knorpligen Schädeldaches bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* erhalten, doch machen sich erhebliche Unterschiede zwischen ihnen geltend (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21 *t. c*). Bei *Chelonia* finden wir das Dach des Chondrocraniums in etwa derselben Ausdehnung wie beim Embryo wieder, während die Seitenwände darunter reduziert sind. Noch kleiner als bei *Chelonia* sind die Knorpelreste des Tectum cranii bei der halberwachsenen *Chelydra*, wo sie nur vorn an das Supraoccipitale anschließen und mit Knorpelresten darunter, in der Seitenwand des Cavum cranii, nicht in Verbindung stehen; ein isolierter Knorpelrest, wie sich deren zwei beim Embryo finden, liegt unter der Mediannäht der Parietalia (Taf. 3 Fig. 21 *t. c'*). Ganz anders jedoch liegen die Verhältnisse bei der erwachsenen *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17 *t. c*). Einmal treffen wir auf eine stark entwickelte obere knorpelige Seitenwand des Cavum cranii, da hier ja die Parietalpfeiler fehlen, dann aber ist diese mit dem mächtig

1) Die Öffnung habe ich bei *Dermochelys* nur bei Serie B gefunden. Unglücklicherweise sind die entsprechenden Schnitte der Serie A gerade hier erheblich beschädigt, doch läßt ein Dünnerwerden des Tectums in der Mediane auf den anliegenden guten Schnitten den Schluß zu, daß ebenfalls ein Foramen vorhanden ist.

verdickten und nach vorn verlängerten Tectum cranii verschmolzen, von dem sie embryonal getrennt war. So wird bei *Dermochelys* ein einheitlicher Knorpelmantel um die obere Hälfte des Cavum cranii gebildet, der sich über den größten Teil der ganzen Orbitalregion erstreckt. Erst ziemlich weit vorn, unter der Mitte der Frontalia, endigt das Tectum cranii. Das mediane Foramen unter den Parietalia fehlt jetzt; es scheint der Knorpel bei der erwachsenen *Dermochelys* an dieser Stelle kaum dünner zu sein als davor und dahinter, sondern er bildet nur, der Verdünnung der Parietalia folgend, eine nach oben eingebuchtete flache Nische für die Epiphyse. — In der Mediane ist das knorpelige Tectum cranii der erwachsenen *Dermochelys* (VII) etwa 4 mm dick. —

### Regio orbitalis.

Die Orbitalregion des Craniums hat als hintere Grenze den Vorderrand der Basalplatte, das Dorsum sellae, und als vordere das Foramen olfactorium, durch das der Nervus olfactorius das Cavum cranii verläßt, um in die Nasenkapsel einzutreten. Bei *Dermochelys* ist fast die ganze Cranialwand in der hinteren Orbitalregion knorpelig; Bindegewebsknochen beteiligt sich hier an der Umschließung des Cavum cranii nur beim Embryo in geringer Ausdehnung. Ein Gegenstück dazu bildet *Chelydra*, was die Beteiligung von Deckknochen, namentlich der Parietalia, an den Wänden der Gehirnhöhle anlangt, während *Chelonia* ein mittleres Verhalten zeigt. Man teilt die Orbitalregion bei der Betrachtung zweckmäßig in einen vorderen und hinteren Teil (nach dem Vorgange von GAUPP, 1900), die ungefähr in der Höhe der Fenestra optica voneinander zu trennen sind. Der hintere Abschnitt ist gekennzeichnet durch starke Transversalausdehnung und bei *Chelonia* und *Dermochelys* durch Fensterbildungen in den lateralen Wänden des knorpeligen Craniums (S. 107 Fig. H; S. 111 Fig. L; Taf. 3 Fig. 17, 19); letztere Öffnungen erreichen jedoch bei diesen Schildkröten nie den Umfang wie bei Lacertiliern. Bei *Chelydra* kann man, weder beim Embryo noch beim erwachsenen Tier von einer knorpeligen Seitenwand in der hinteren Orbitalregion sprechen, denn es sind hier nur kleine, schwache Knorpelteile entwickelt (S. 113 Fig. N; Taf. 3 Fig. 21). Der vordere Teil der Orbitalregion ist durch die starke Vertikalausdehnung des Septum interorbitale charakterisiert, auf dem das nach vorn immer niedriger werdende Cavum cranii aufsitzt (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21). Das Schildkrötencranium gehört daher zu GAUPP's tropibasischem Typus.

Das Dorsum sellae, die hintere Grenze der Orbitalregion, ist bei Embryonen von *Dermochelys* und *Chelydra* (S. 111 Fig. L; S. 113 Fig. N *d. s*) bereits ausgesprochener als bei *Chelonia*, wie dies in noch viel höherem Grade bei den Erwachsenen der Fall ist. Von diesem Vorderrande der Basalplatte gehen nach oben über dem Foramen n. abducentis bei *Dermochelys* und *Chelonia* die paarigen Pilae prooticae (S. 107 Fig. G, H; S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L; Taf. 3 Fig. 17, 19; Taf. 6 Fig. 32 *pi. p*), die mit den Seitenwänden des hinteren Abschnittes der Orbitalregion ihre Besprechung finden werden. Beim Embryo von *Chelydra* sind die Pilae nur als nach vorn oben vorspringende paarige Knorpelfortsätze entwickelt, die ganz den Processus clinoidei am Basisphenoid der erwachsenen Chelydriden (vgl. SIEBENROCK, tab. 5 fig. 31) gleichen (S. 113 Fig. M, N; Taf. 3 Fig. 21 *pr. cl*). — Nach unten vom Dorsum sellae gehen bei Lacer-tiliern die Processus basiptyergoidei. VERSLUYS hat (1906, p. 18) angegeben, es seien bei *Dermochelys* vielleicht mit den Bases der Trabekel rückgebildete Basiptyergoidfortsätze verbunden. Es hat sich aber bei meiner Untersuchung herausgestellt, daß an der rechten Seite des Amsterdamer Schädels wohl nur eine zufällige Ähnlichkeit mit einem Basiptyergoidgelenke vorliegt. Besonders die Schnittserien zeigen mir keine Andeutung von einem Gelenke. Die Trabekel berühren die Pterygoide noch nicht, und von Basiptyergoidfortsätzen sind keine Spuren vorhanden (vgl. hierzu VERSLUYS, 1909, p. 291, 292, Nachtrag). Ebenso fehlen Basiptyergoidfortsätze bei *Chelonia*. Bei *Chelydra* wurde auf S. 79 eine zur lateralen, unter der Ohrkapsel gelegenen Partie der Basalplatte gehörige kurze Knorpelleiste beschrieben, die in ihrem ganzen Habitus, namentlich im Querschnitte (Taf. 10 Fig. 57, 58 *bpl*), vermuten lassen könnte, wir hätten es hier mit allerdings ziemlich nach hinten gerutschten Processus basiptyergoidei zu tun. Dafür spricht, (1.) daß die Fortsätze wie typisch eine Verbindung der primordialen Schädelbasis mit den Pterygoiden darstellen, (2.) daß sie in eine Vertiefung der Pterygoide hineingehen und sich mit gerundeter Endfläche wie Processus basiptyergoidei anlegen, was als Andeutung eines früher vorhandenen Gelenkes aufgefaßt werden könnte (jedoch fehlt ein Gelenkspalt und das sonst für diese Gelenke typische Knorpelstück auf der Oberfläche der Pterygoide), (3.) daß sie vom Ramus palatinus des Facialis durchbohrt werden<sup>1)</sup>, und endlich

1) Der Nerv tritt bei Erwachsenen zwischen Basisphenoid und Pterygoid in den Carotiskanal; vgl. S. 173.



(4.) daß die Leisten beim Erwachsenen nicht mehr besonders kenntlich sind und daher die scharfe Ausbildung der Fortsätze nur beim Embryo eher als ein primitives Verhalten zu deuten wäre; und das Auftreten von Basipterygoidfortsätzen muß nach allem, was wir von ihrer Verbreitung wissen, vorkommenden Falles auch bei Schildkröten als primitiv angesprochen werden. Dagegen spricht aber zunächst die Lage der Leisten weit hinten unter der Fossa acusticofacialis und nicht an der Trabekelbasis. Jedoch wäre eine derartige Verschiebung immerhin denkbar. Aber bei Eidechsen tritt, wenn der Nervus palatinus den Processus basipterygoideus durchsetzt, auch gleichzeitig die Carotis mit ihm durch den Fortsatz, und dies ist hier nicht der Fall. Ferner findet sich gewöhnlich das Loch im Processus basipterygoideus zwischen dem primordialen Anteil und einem zum Parasphenoid gehörigen Anteil des Fortsatzes (wodurch sich das Verhalten der Carotis erklärt), und bei *Chelydra* liegt das Foramen nur im Knorpel. Jedoch tritt dies auch gelegentlich bei Eidechsen auf, so nach einer freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. VERSLUYS bei Amphisbaeniden, wie überhaupt bei Lacertiliern die Lage des Nervus palatinus nicht immer dieselbe ist (z. B. bei *Chamaeleo* dorsal vom Processus basipterygoideus, vgl. VERSLUYS, 1897, p. 257, 335). — Man kann nach alledem keineswegs sicher behaupten, daß wir hier bei *Chelydra* ein dem Processus basipterygoideus der Eidechsen homologes Gebilde vor uns haben; es könnte vielleicht auch eine mehr zufällige Leistenbildung sein, doch muß man sich hüten, das letztere ohne weiteres anzunehmen, solange nichts über ein Auftreten von Processus basipterygoidei bei anderen Schildkröten bekannt ist.<sup>1)</sup>

Nach vorn vom Dorsum sellae ziehen in der Basis des Chondrocraniums die Trabekel (Trabeculae baseos cranii), (Textfig. G—N; Taf. 6 Fig. 32; Taf. 8 Fig. 40; Taf. 10 Fig. 59, 60 tr). Diese nähern sich nach vorn einander, verschmelzen aber bei *Dermochelys* und *Chelonia* nicht unter sich, sondern mit einem dritten, unpaaren, in der Schädelbasis liegenden Längsbalken, der zwischen ihnen und

1) Nachträglich möchte ich noch bemerken, daß GAUPP neuerdings (Säugerpterygoid und Echidnapterygoid nebst Bemerkungen über das Säugerpalatinum und den Processus basipterygoideus, in: Anat. Hefte, Vol. 42, 1910, p. 413) recht gut ausgebildete Processus basipterygoidei bei einem Embryo von *Podocnemis* und bei einer jungen *Emys* beschrieben hat. Die knappen Angaben, ohne Abbildungen, scheinen mir einstweilen keinen Schluß in bezug auf mein Objekt zu gestatten. Es kann deswegen hier nicht näher darauf eingegangen werden.

etwas tiefer als sie vom Dorsum abgeht (S. 107 Fig. G; S. 110 Fig. J *itr*). Alle drei Balken verschmelzen vorn zu einer Trabecula communis (*tr. c*), über der sich im vorderen Teile der Orbitalregion das Septum interorbitale erhebt.

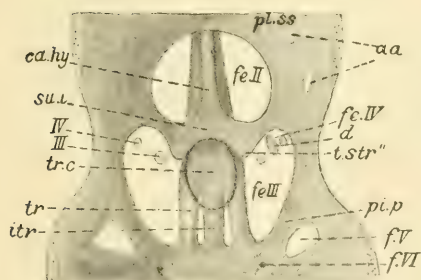


Fig. G.

Fig. G. *Chelonia midas*, Embryo. Ansicht der hinteren Orbitalregion des Chondrocraniums von oben. Schematische Rekonstruktion. Das Tectum cranii ist weggelassen, da es die Figur teilweise von oben bedecken würde. 7:1. aa Lücken in dem rechten Planum suprasettale. d Rudiment einer Spange zwischen Fenestra oculomotoria und trochlearis. Die schwarze Linie über der Trabecula communis stellt den Umriß der Hypophyse dar.

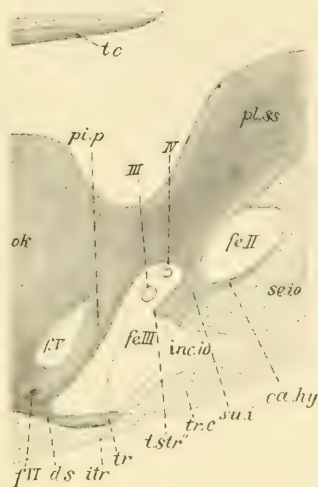


Fig. H.

Fig. H. *Chelonia midas*, Embryo. Die hintere Orbitalregion des Chondrocraniums ist median durchgeschnitten gedacht; die Figur bietet die Innenansicht der linken Hälfte. Schematische Rekonstruktion. Die Linie in *fe. III* gibt den Umriß der Hypophyse. 7:1.

Auf der Trabecula communis, in der Hauptsache vor der Vereinigung der drei Längsbalken und hinter dem eigentlichen Septum interorbitale, liegt bei *Dermochelys* und auch bei *Chelonia* die Hypophyse (S. 107 Fig. G, H; S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L *hy*), also ausnahmsweise nicht in der Hypophysengrube, in die die Carotiden eintreten, wie dies für *Chelonia* von FUCHS neuerdings angegeben wurde (1910, p. 88). Die Trabecula communis bei *Chelonia* bildet hinter der Hypophyse eine einheitliche Knorpelplatte, deren Seitenränder vorn an der Hypophyse etwas in die Höhe gehen.

Der unpaare Längsbalken in der hinteren Orbitalregion ist die schon von PARKER (1880, p. 12, 13) bei *Chelonia* entdeckte Inter-

trabecula, die derselbe Autor auch bei Crocodilen, allerdings nicht in derselben Ausdehnung, wiedergefunden hat (PARKER, 1881). Bei jüngeren Embryonen von *Chelonia* erreicht nach PARKER (1881, tab. 2 fig. 5—7) die Intertrabecula das Dorsum sellae nicht, sondern verbindet sich erst bei älteren mit diesem (l. c. tab. 10 fig. 11, 12). Man wird sie daher als eine Verlängerung des unteren Septumrandes ansehen müssen, die sich zwischen die Trabekel eingeschoben hat und schließlich die Basalplatte erreichte und mit ihr verschmolz.<sup>1)</sup> Bei meiner Serie von *Chelonia* finde ich die Intertrabecula im Querschnitte von der durchschnittlichen Stärke der Trabekel (Taf. 8 Fig. 40 *itr*, *tr*); sie liegt genau zwischen diesen und etwas unter ihnen. Das Verhältnis ändert sich etwas, kurz bevor die Trabekel und die Intertrabekel nach hinten in das Vorderende der Basal-

1) FUCHS (1910, p. 87) hält es dagegen für wahrscheinlich, daß sich bei *Chelonia* erst eine quere Spange in dem großen primordialen Hypophysenfenster (der Fenestra basicranialis anterior) bilde, die die Fenestra in einen vorderen und einen hinteren Teil zerlege. Nur in der hinteren Hälfte bilde sich als eine sagittale Knorpelspange die Intertrabecula aus, während die vordere Hälfte durch Verschmelzung der Trabecularknorpel geschlossen werde. Leider geht aus FUCHS' Text nicht klar hervor, was sich von diesen Mitteilungen auf Beobachtung und was auf Vermutung gründet; PARKER's Arbeit mit den abweichenden Befunden wird nicht erwähnt. Wäre wirklich in seiner „vorderen, unter der Hypophyse gelegenen Hälfte der Fenestra“ die Verbindung von Intertrabekel und Septum ursprünglich nicht vorhanden, so wäre damit die oben von mir im Anschluß an PARKER's Darstellung angegebene Entstehungsart der Intertrabecula ausgeschlossen. Nun finde ich nirgends ein Anzeichen für eine solche Unterbrechung zwischen Intertrabecula und Septum bei *Chelonia*, wie sie FUCHS erwähnt, und aus PARKER's Arbeit (1880) geht deutlich hervor, daß bei jüngeren Stadien keine solche zu finden ist; auch läßt sein „fifth stage“ auf Querschnitten (tab. 5) deutlich erkennen, daß die Trabecula communis, (auf der die Hypophyse ruht und die, wie man nach der FUCHS'schen Erklärung schließen müßte, nur von den Trabekeln gebildet sein könnte) von der Intertrabekel gebildet wird, an die sich die Trabekel beiderseits dicht anlegen, aber sich noch deutlich von ihr abheben. Von der „queren Knorpelspange“ von FUCHS findet sich bei PARKER nichts. Mit FUCHS' Annahme kann man die eigentümliche Lage der Hypophyse bei *Chelonia* bequem erklären, aber dies geht noch einfacher und ohne Widerspruch mit den angeführten Tatsachen, wenn man annimmt, daß die Trabekeln sich an den nach hinten in die ursprünglich große Fenestra hypophyseos wuchernden unteren Septalrand anlegten und so den vorderen Teil dieser Fenestra verschlossen, wobei die Hypophyse etwas in die Höhe, über die neue Verbindung der drei Knorpelbalken, geschoben wird und so der Zustand erreicht wird, den der reife Embryo zeigt.



platte übergehen. Die Intertrabekel bleibt hier nicht zwischen den Trabekeln, sondern verschmilzt zunächst mehr mit der linken Trabekel, und diese und die rechte Trabekel verschmelzen dahinter mit der Basalplatte (S. 107 Fig. G). Ob sich die Intertrabekel bei *Chelonia* hinten immer mit der Trabekel einer Seite vereinigt, ist erst nach Durchmusterung weiterer Serien zu entscheiden; auffallend ist, daß sich auch bei PARKER (1880, tab. 10 fig. 11, 12) die Intertrabekel nach der linken Seite wendet.<sup>1)</sup>

Bei *Dermochelys* finde ich in der Serie B eine ähnliche, aber relativ stärkere Intertrabekel als beim Embryo von *Chelonia*, die genau median zwischen den Trabekeln am Dorsum sellae liegt (S. 110. Fig. J). Sie ruht mit breiter Basis auf dem Rostrum parasphenoidale und schärft sich nach oben zu einer Kante zu, verschmilzt aber bald mit den Trabekeln zur Trabecula communis (*tr. c.*). Während dieser Befund noch mit dem Verhalten bei *Chelonia* übereinstimmt, zeigt Serie A auffallend geänderte Verhältnisse (S. 110. Fig. K; S. 111 Fig. L). Das Dorsum sellae bricht plötzlich scharf ab und schickt die beiden Trabekeln nach vorn. In der Mediane zeigt sich über dem Rostrum parasphenoidale nur ein kleiner Knorpelfortsatz, der stark nach oben zieht und schon wenige Schnitte weiter vorn ausläuft (Fig. K, L *itr.*). In seinem oberen Teile hat dieser Knorpel denselben eigentümlichen Farbton angenommen, dem wir bei dem isolierten Knorpelstückchen an der medialen Ohrkapselwand begegneten, aber wie diese durchaus die Struktur des hyalinen Knorpels beibehalten (vgl. S. 93, 94). Vor ihm teilt Bindegewebe an Stelle der Intertrabekel den Raum direkt über dem Rostrum parasphenoidale, die Fossa hypophyseos, in zwei Hälften, in die hier die paarigen Arteriae cerebrales eintreten (Taf. 5 Fig. 29 *art. ce.*). Auf

---

1) Bei Crocodilen erscheint nach PARKER (1881) die Intertrabecula als der verdickte, im Querschnitt von den lateral anliegenden Trabekeln abgetrennte hintere untere Septalrand, der nur wenig in die Hypophysengrube vorspringt, nicht aber, soweit PARKER die Sache angibt, als mehr selbständiger dritter Längsbalken wie bei *Chelonia* das Dorsum sellae erreicht. Ausgeschlossen ist aber bei Crocodilen das Erreichen dieses Zustandes im Laufe der Entwicklung nicht, denn ein älteres Stadium (vgl. PARKER 1881, tab. 70, fig. 4; p. 291, 292) zeigt Verhältnisse, die denen von *Chelonia* im wesentlichen gleichen. Das Basisphenoid allein bildet den Boden der Hypophysengrube, in die sich in diesem Knochen die paarigen Foramina carotica interna öffnen, und verschmälert sich nach vorn in ein Rostrum basisphenoidale, an dem der knorpelige untere Septalrand wie bei *Chelonia* ansetzt.

diesem Bindegewebe (bei B über der Intertrabecula) liegt die Hypophyse mit ihrem hintersten Teile (Taf. 6 Fig. 33 *hy*); sie liegt also bei *Dermochelys* ebensowenig in der eigentlichen Hypophysengrube am Schädel wie bei *Chelonia*; außerdem liegt sie, namentlich bei A, ziemlich hoch über der Schädelbasis (S. 111, Fig. L).

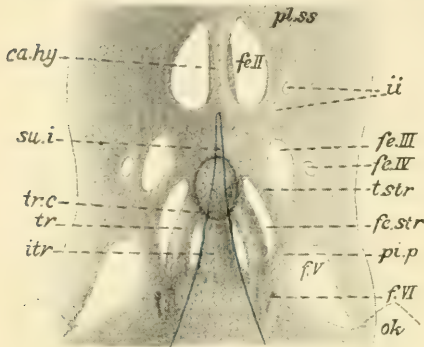


Fig. J.

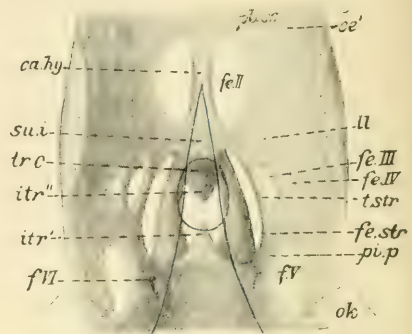


Fig. K.

Fig. J. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Die Abbildung entspricht der in Fig. G für *Chelonia* gegebenen. Das Tectum cranii ist fortgelassen; der Umriss der Hypophyse ist durch eine schwarze, der des Parasphenoids durch eine blaue Linie angegeben. 7:1. *ii* Lücken im rechten Planum supraseptale.

Fig. K. *Dermochelys coriacea*, Embryo A; für diese Abbildung gilt das bei Fig. J Gesagte. 7:1. *ce'* Foramen im Planum supraseptale (vgl. S. 129, 130).

Weiter nach vorn zu tritt auf einmal die Intertrabekel nach hinten spitz zulaufend in der Fenestra hypophyseos wieder zwischen den Trabekeln auf (S. 110 Fig. K *itr''*), um sich gleich darauf mit dieser zur Trabecula communis zu vereinigen.<sup>1)</sup> Das abweichende Verhalten in der Basis der hinteren Orbitalregion bei A wirft Licht auf die so auffallenden Differenzen in dieser Region zwischen der erwachsenen *Chelonia* und der erwachsenen *Dermochelys*. Die Verhältnisse bei den beiden leiten sich aus einem sehr ähnlichen Zu-

1) Den ganzen Unterrand des Septum interorbitale, der aus einer sich früh anlegenden langen medialen „Intertrabecula“ hervorgeht, auf den vorliegenden Studien noch als solche zu bezeichnen, ähnlich wie dies PARKER tut, halte ich nicht für angebracht und beschränke den Ausdruck bei meinen Objekten auf den freien Balken unter der Hypophyse. FILATOFF (1906, p. 629) glaubt eine solche ausgedehnte embryonale Intertrabecula bei allen Wirbeltieren annehmen zu müssen, die aber dann im Laufe der Entwicklung im Septum aufgeht. Verhältnisse, wie sie bei *Dermochelys* und *Chelonia* und vielleicht bei Crocodilen auftreten, sind sonst nicht bekannt.

stande, wie ihn der *Chelonia*-Embryo und der zuerst besprochene von *Dermochelys* gemeinsam haben. ab. Bei *Chelonia* kommt es durch ausgedehnte Verknöcherung namentlich der Intertrabekel und auch der Trabekeln zu einem kräftigen Rostrum basisphenoidale, das nach vorn an den aufgewulsteten Unterrand des dauernd knorpeligen Septum interorbitale (die Trabecula communis) anstößt (vgl. VERSLUYS, 1909, p. 286.<sup>1</sup>)

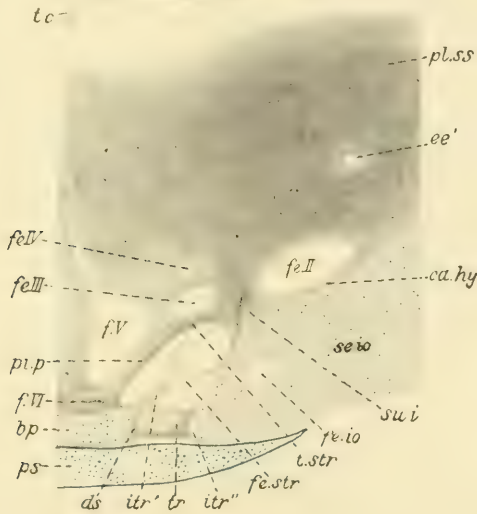


Fig. I.

*Dermochelys coriacea*, Embryo A. Die Abbildung entspricht der in Fig. H für *Chelonia* gegebenen. Der Umriß der Hypophyse ist durch eine Linie gekennzeichnet. 7:1.

An dem breiten Rostrum basisphenoidale der Erwachsenen liegen lateral zwei Leisten (Taf. 3 Fig. 19 *trl*), die jedenfalls Teile der Trabekeln sind (die aber wahrscheinlich nicht allein die primordialen Trabekeln repräsentieren, vielmehr sind diese auch an dem Rostrum basisphenoidale selbst beteiligt) und die seitliche Begrenzung der Fossa hypophyseos darstellen. Die Grenze der Intertrabekel gegen die Trabekeln ist nur an einem Punkte genau markiert, da wo die Foramina carotica interna (Taf. 3 Fig. 19 *f. car. int*) das Rostrum in seinem Hinterteile durchsetzen, denn beim Embryo gelangt die

1) Über eine eventuelle Teilnahme parasphenoidaler Elemente am Rostrum der Cheloniiden vgl. S. 37.



Arteria carotis cerebialis zwischen Intertrabekel und Trabekel hindurch in die Hypophysengrube. Bei *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17) ist, wie wir gesehen haben, die Ausbildung der Trabekeln am erwachsenen Schädel sehr wechselnd (S. 41). Außerdem ist das Dorsum sellae sekundär beträchtlich erhöht worden, von dem die Trabekeln nun meist mehr nach abwärts gehen, statt wie primitiv und auch noch beim ausgeschlüpften Tiere, gerade nach vorn. Der Boden der Fossa hypophyseos am Schädel ist hier durch das Rostrum parasphenoidale gebildet; die Intertrabekel beteiligt sich dabei nicht, und ein Rostrum basisphenoidale kommt nicht zur Ausbildung. Die kurzen Trabekeln aber legen sich vorn unten sofort an die knorpelige Trabecula communis, so daß zwischen ihnen und dieser nur eine ganz kurze Fossa hypophyseos bleibt; auch diese ist nur unvollständig abgeschlossen, wenn eine der Trabekeln (wie bei I, IV, V und VII) zu einem Knochenhöcker reduziert ist. Ob die Hypophyse darin liegt, ist nach den Befunden an den reifen Embryonen sehr fraglich; sicher entscheiden läßt es sich an dem *Dermochelys*-Kopfe VII nicht, da die Hypophyse wie das ganze Gehirn völlig zerfallen ist. Wahrscheinlich wird auch bei Erwachsenen die Hypophyse in der Hauptsache an dem zum Subiculum infundibuli (S. 114) aufsteigenden Hinterrande des Septum interorbitale und vielleicht auch noch etwas auf dem Subiculum selbst liegen. Von einem aus der Trabecula communis nach hinten zwischen die Trabekeln gehenden Reste der Intertrabecula ist bei VII nichts vorhanden. Sucht man nach Rudimenten derselben bei dieser ziemlich erwachsenen *Dermochelys*, so kann nur der auf dem medianen Dorsum sellae aufsitzende Knorpelhöcker in Betracht kommen (Taf. 3 Fig. 17 *itr'*), dessen breite Basis durch dünne Knorpelstreifen im Oberrande des Dorsums lateralwärts mit den Bases der knorpeligen Pilae prooticae verbunden ist. Der Höcker entspricht dem etwa gleichartigen Gebilde, das wir bei Embryo A kennen gelernt haben (S. 110 Fig. K; S. 111 Fig. L *itr'*) und das sicher als Rest der Intertrabekel, vielleicht in seinem oberen Teile als Neubildung(?) aufzufassen ist. Ein derartiges unpaares Knorpelstück ist bis jetzt nirgends bekannt, so daß keine sonstigen Schädelbildungen in Frage kommen können. Bei den Schädeln I, III und IV findet sich ein Teil des Höckers verknöchert als ein mittlerer Vorsprung am Rande des Dorsum sellae (S. 40). — Die auf Taf. 3 Fig. 17 (*t. str'*) sichtbaren, zum Dorsum strebenden kleinen Knorpelspannen, haben, wie wir sehen werden, mit der Intertrabekel oder den Trabekeln nichts zu tun.

Einen scharfen Gegensatz zu *Dermochelys* und *Chelonia* bilden die Verhältnisse in der hinteren Orbitalregion bei *Chelydra* (S. 113, Fig. M, N; Taf. 10 Fig. 59, 60). Auf dem mir vorliegenden Jugendstadium fehlt jede Spur einer Intertrabecula. In die Trabecula communis gehen nur die beiden Trabekeln ein, die von beiden Seiten des Dorsums ausgehen und die Fossa hypophyseos zwischen sich fassen. Diese wird bei *Chelydra* im Gegensatz zu *Chelonia* und *Dermochelys* von der Hypophyse fast vollständig ausgefüllt, was ja auch die Regel ist.<sup>1)</sup> Auch bei dem halberwachsenen Kopfe ist nichts von einer Intertrabecula zu bemerken. Der untere Abschluß der Hypophysengrube wird nur durch das Parasphenoid bewirkt.

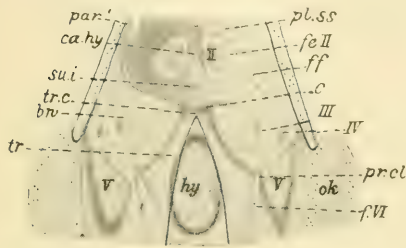


Fig. M.

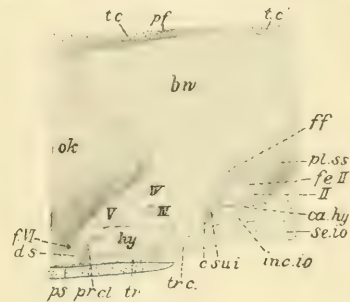


Fig. N.

Fig. M. *Chelydra serpentina*, Embryo. Die Abbildung entspricht den in Fig. G, J und K für *Chelonia* und *Dermochelys* gegebenen. Blau sind angegeben der Umriß der Parasphenoids und der Schnitt (frontal) durch die Parietalpfeiler (*par.*). 7:1. *bnw* Bindegewebe, das die Seitenwand der Orbitalregion größtenteils an Stelle von Knorpel bildet; *c* Fortsatz am Subiculum infundibuli (S. 116); *ff* Foramen im Planum supraseptale (S. 130).

Fig. N. *Chelydra serpentina*, Embryo. Die Abbildung entspricht den in Fig. H und L für *Chelonia* und *Dermochelys* gegebenen. 7:1. *pf* Parietalloch (?). *t. c* vorderes, isoliertes Stück des Tectum cranii. Die unterbrochene Linie bezeichnet die vordere Grenze der Ohrkapsel hinter der rudimentären Knorpelwand des Cavum cranii.

Dieses ist bei *Chelydra*, wie bereits (S. 37) bemerkt, auf meinen Querschnitten durch den Kopf eines reifen Embryos in seinem hinteren Teile nicht deutlich von der Basalplatte abzugrenzen, da die Verbindung mit perichondralen Knochenlamellen der letzteren sehr innig ist (Taf. 10 Fig. 58). Durch den Eintritt der Arteria cerebialis, die weiter hinten ziemlich lateral zwischen Pterygoid und Basalplatte verläuft, in den hinteren Teil der Hypophysengrube wird das Parasphenoid im Querschnitte von dem primordialen Skelet

1) So unter den Schildkröten auch bei *Trionyx subplanus* nach einer Serie, die mir Herr Dr. VERSLUYS zeigte.

gesondert; vor dem Foramen carotidis internae ist die Verbindung der Ränder des Parasphenoids mit perichondralen Knochenlamellen beider Trabekeln auf eine kurze Strecke wieder so fest, daß eine Abgrenzung nicht möglich ist; davor aber ist das Rostrum parasphenoidale deutlich durch Periost von dem perichondralen Knochen getrennt (Taf. 10 Fig. 59, 60 *ps*) und endet mit scharfer, von Bindegewebe umgebener Spitze unter der Trabecula communis. Aus dem Gesagten und dem bereits früher Mitgeteilten (S. 37) geht hervor, daß auch bei erwachsenen Chelydriden der Boden der Fossa hypophyseos durch das Parasphenoid gebildet wird, und zwar augenscheinlich primär und nicht wie bei *Dermochelys* sekundär durch Rückbildung der Intertrabecula. Dadurch ließe sich dann vielleicht auch die verschiedene Lage der Hypophyse erklären, die bei *Chelydra* die ursprüngliche Lage in der Hypophysengrube beibehalten hat, bei *Dermochelys* diese aber unter dem Einflusse der Intertrabecula aufgab und sie auch nach dem Verschwinden der letzteren nicht mehr zurückerwerben konnte.

Über der Trabecula communis erhebt sich das Septum interorbitale (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 6 Fig. 34; Taf. 7 Fig. 35; Taf. 10 Fig. 61; S. 107 Fig. H; S. 111 Fig. L; S. 113 Fig. N *sc. io*), dessen hinterer Teil ziemlich niedrig bleibt; nach vorn von der Fenestra optica wird das Septum dann beträchtlich höher. Im hinteren Teile des Septums machen sich zwischen den reifen Embryonen von *Chelonia*, *Dermochelys* und *Chelydra* ziemlich erhebliche Unterschiede geltend. Bei *Dermochelys* (S. 100 Fig. J, K; S. 111 Fig. L), die wir zunächst betrachten wollen, steigt der Hinterrand des Septums breit abgestumpft aufwärts (nicht ganz so steil wie bei den Erwachsenen, Taf. 3 Fig. 17) und geht dann in eine dicke transversale Knorpelplatte über, in die auch beide Seitenwände des Chondrocraniums eingehen; auf der Platte liegt bei *Dermochelys* noch der vorderste Teil der Hypophyse; sie entspricht dadurch, mehr aber noch in Lage und Gestalt bei *Dermochelys* sowohl wie bei *Chelonia* und *Chelydra* dem Subiculum infundibuli, das GAUPE für *Lacerta* beschrieben hat; ich behalte deshalb diese Bezeichnung bei. Nach vorn verschmälert sich das Subiculum (Fig. G—N; Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 6 Fig. 34 *su. i*) plötzlich in das Septum, das hier den gemeinsamen Unterrand beider Fenestrae opticae (Fig. G—N; Taf. 3 Fig. 17, 19, 21 *fe. II*), die Cartilago hypochiasmatica (Fig. G—N; Taf. 3 Fig. 17, 19, 21 *ca. hy*), bildet. Die Lumina der Fenestrae divergieren von hier nach beiden Seiten schräg aufwärts; ihre Hinterränder bilden die vom Subiculum nach



beiden Seiten ausgehenden breiten Knorpelspangen vor der Fenestra trochlearis (Fig. G—L; Taf. 3 Fig. 17, 19 *fe. IV*), die nach oben in die Plana suprasedalia, die Seitenwände des Craniums über dem Septum (Fig. G—N; Taf. 3 Fig. 17, 19—21; Taf. 7 Fig. 35 *pl. ss*), übergehen. Diese bilden die obere und vordere Grenze der Fenestrae opticae. In dem Septum unter dem Subiculum infundibuli und der Cartilago hypochiasmatica findet man bei *Dermochelys* eine Unterbrechung, Fenestra septi interorbitalis, die beim Embryo (S. 111 Fig. L *fe. io*) relativ größer ist als im knorpeligen Septum des erwachsenen Tieres (Taf. 3 Fig. 17 *fe. io*). Diese Fenestra wird durch Bindegewebe geschlossen, an dem jederseits ein transversal ziehender Muskel, der Musculus rectus externus (HOFFMANN, 1890, p. 76, M. rectus oculi externus BOJANUS, 1819, p. 73, tab. 17 fig. 73), inseriert. Betrachten wir die Verhältnisse in derselben Gegend bei *Chelonia*, so zeigt sich, daß beim Embryo der hintere, aufsteigende Rand des Septums überhaupt fehlt. Zwischen der Trabecula communis unten und dem Subiculum infundibuli oben liegt kein Knorpel, und erst unter der Fenestra optica erhebt sich das Septum zur Cartilago hypochiasmatica, einen Ausschnitt im Septum vorn abgrenzend. Der Ausschnitt ist bei *Chelonia* (S. 107 Fig. H *inc. io*) durch Bindegewebe geschlossen, das sich auch unter der Hypophyse zur Intertrabekel in der Hypophysengrube hinzieht, ebenso wie der hintere Septalrand bei *Dermochelys*. Auch inseriert derselbe Muskel an der Bindegewebsmembran in der Region, wo bei *Dermochelys* die Fenestra septi interorbitalis vorhanden ist. Zur Bildung einer solchen scheint es auch bei der erwachsenen *Chelonia* zu kommen, denn bei dem mir vorliegenden *Chelonia*-Kopfe zieht der hintere mediane Teil des Subiculum infundibuli nach unten (Taf. 3 Fig. 19); ob eine völlig knorpelige Verbindung zwischen diesem und der Intertrabekel und damit ein hinterer Septalrand wie bei *Dermochelys* erreicht wird, läßt sich nicht genau angeben. Der Knorpel, der vom Subiculum infundibuli abwärts zieht, verliert sich in dem sehr dichten Bindegewebe über der Intertrabekel. Für den hinteren Teil des Septum interorbitale von *Chelydra* gilt wesentlich dasselbe wie für *Chelonia*, nur ist der Einschnitt zwischen Trabecula communis und Subiculum infundibuli ganz flach und spaltartig (S. 113 Fig. N; Taf. 3 Fig. 21 *inc. io*). Ebenfalls als niedriger Spalt findet sich dieser Einschnitt übrigens auch bei *Lacerta* (vgl. GAUPP, 1900, tab. 42, 43, fig. 3) unter dem Subiculum infundibuli und ebenso bei *Sphenodon* (vgl. HOWES u. SWINNERTON, 1901, tab. 4, fig. 10).

Bemerkenswert sind bei *Chelydra* noch zwei kleine paarige Fortsätze, die vom Subiculum nach unten und dann medialwärts gehen (S. 113 Fig. M, N c); sie umgreifen einen Ast der Arteria cerebialis, der als unterster nach vorn ziehender Ast wahrscheinlich der Arteria ciliaris (BOJANUS) entspricht, die bei *Chelydra* so die Schädelhöhle verläßt. Diese Arterie ist übrigens bei *Chelydra* verhältnismäßig stark entwickelt, während sie bei *Dermochelys* und *Chelonia* ganz zurücktritt (beim Embryo von *Chelonia* konnte ich sie nur auf der einen Seite ganz sicher feststellen) und die Schädelhöhle wahrscheinlich durch die große Öffnung hinter dem Subiculum verläßt.

Bei dem Kopfe der halbausgewachsenen *Chelydra* sind die besprochenen Fortsätze wenig vom Hinterrande des Subiculus abgehoben und erreichen es auch mit dem beim Embryo noch freien medialen Ende, so daß ein Gefäßloch zustande kommt (Taf. 3 Fig. 21 c'). Durch diese Verstärkungen wird auch der hintere Teil des Subiculus näher an die Trabecula communis herangebracht, doch darf dies nicht mit der bei *Chelonia* anscheinend vorhandenen Tendenz, eine Fenestra septi interorbitalis zu bilden, verwechselt werden, denn hier geht der Knorpelvorsprung, der ein solches erreichen will, genau median und unpaar zur Trabecula communis abwärts und hat keinerlei Beziehungen zu einem Gefäß.

Wie man sieht, ist der hintere Rand des Septum interorbitale bei unseren drei Schildkröten recht verschieden ausgebildet, und es fragt sich, welche Form des Hinterrandes man als primitiv ansehen muß. Zunächst wird man geneigt sein, die Art des hinteren Abschlusses des Septums für ursprünglicher zu halten, die *Chelydra* aufweist, da sich hier derselbe schmale Spalt zwischen Subiculum infundibuli und Trabecula communis wie bei *Lacerta* und *Sphenodon* findet, und hieran *Chelonia* anreihen, wo der Spalt in der Jugend offen ist, aber mit zunehmendem Alter das Bestreben zeigt, sich hinten zu schließen, und zuletzt *Dermochelys*, wo eine dauernd geschlossene Fenestra septi interorbitalis vorhanden ist. Bedingt ist der Spalt oder das Fenster wohl hauptsächlich als Insertionsstelle des quer dazu verlaufenden Musculus rectus externus, an der der spröde hyaline Knorpel durch eine zähe Bindegewebsmembran ersetzt werden mußte.

Die angedeutete Richtung in der Entwicklung der Fenestra durch Vermehrung des Knorpels wäre denkbar. Jedoch könnte man auch, wenigstens was *Dermochelys* und *Chelonia* allein anbetrifft, einen anderen Gang der Entwicklung als möglich ins Auge

fassen. *Dermochelys* und *Chelonia* haben die im Vergleich mit *Chelydra* erhebliche Höhe des hinteren Septums unter dem Subiculum gemeinsam und unterscheiden sich dadurch wesentlich von dieser wie von *Sphenodon* und *Lacerta*. Geht dieses hohe hintere Septum bei *Dermochelys* und *Chelonia* aber auf eine gemeinsame Wurzel zurück — inwieweit man dies annehmen darf, wird im Schlußkapitel diskutiert werden —, so könnte auch zuerst ein geschlossenes, von einer Fenestra septi interorbitalis nur an der Insertionsstelle des Musculus rectus externus unterbrochenes Septum, wie es *Dermochelys* aufweist, vorhanden gewesen sein. Diese Fenestra hätte sich dann bei *Chelonia* sekundär beträchtlich erweitert, aber Reste des einstigen Hinterrandes der Fenestra blieben teilweise noch erhalten; dagegen braucht der embryonale Befund nicht zu sprechen, denn der rudimentäre Rest des hinteren Septalrandes bei der erwachsenen *Chelonia* kann sich verspätet entwickeln.

Die bei unseren drei Arten sehr verschiedene Ausbildung der knorpeligen Seitenwände in der hinteren Orbitalregion ist jedenfalls abhängig von der verschiedenen Ausbildung der Parietalpfeiler, die die knorpelige Seitenwand überflüssig machten. Wenn aber auch hier ein ziemlich vollständiges Knorpelskelet den primitiven Zustand darstellt, so geht es nicht ohne weiteres an, *Dermochelys* deshalb für primitiv zu halten, weil bei ihr die Umschließung der Gehirnhöhle in der Orbitalregion den höchsten Grad erreicht. Denn die Verfahren der *Dermochelys* hatten Parietalpfeiler, wie wir noch sehen werden, und es wäre sehr gut möglich, daß mit der Rückbildung der letzteren eine stärkere Ausbildung der knorpeligen Orbitalwand Hand in Hand gegangen wäre. Deshalb wird das äußerst ausge dehnte Knorpelskelet in der Orbitalregion bei *Dermochelys* wenigstens teilweise eine Neuerwerbung darstellen können, die aber jedenfalls insofern an primitive Zustände anklingen dürfte, als wohl in erster Linie bereits in Reduktion befindliche Teile des Chondrocraniums wieder zu stärkerer Ausbildung kamen. Ist ja doch auch bei *Chelonia*, obwohl bei dieser Form anscheinend die Tendenz besteht, die Parietalpfeiler rückzubilden (S. 186), beim reifen Embryo das Chondrocranium der Orbitalregion noch sehr vollständig, so daß man kaum von einer irgend bedeutenden Reduktion sprechen kann. — Für die Behandlung der knorpeligen Seitenwände der Orbitalregion wird es sich empfehlen, von *Dermochelys* auszugehen und von ihr aus die weniger entwickelten Wände bei *Chelonia* und *Chelydra* zu deuten.

Die lateralen Wände des Cavum cranii in der hinteren Orbital-



region konvergieren nach unten und zeigen schon bei den reifen Embryonen von *Dermochelys* und *Chelonia* (S. 107 Fig. G, H; S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L) große Fenestrationsen, die sich namentlich um Nervenaustrittsstellen gebildet haben; die Wände bleiben aber dabei doch bei weitem geschlossener und solider als bei *Lacerta*, wo sie bis auf einzelne Spangen aufgelöst sind. Lateral vom Dorsum sellae tritt bei *Dermochelys* und *Chelonia* die Pila prootica (S. 107 Fig. G, H; S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L; Taf. 3 Fig. 17, 19; Taf. 6 Fig. 32 *pi. p*) in den Bereich der Seitenwand; sie biegt aufwärts und nach vorn außen. Bei dem reifen Embryo von *Chelydra* ist von der Pila prootica nur der bereits S. 105 beschriebene Knorpelfortsatz am Dorsum sellae vorhanden, der in derselben Ausdehnung als Processus clinoides verknöchert (S. 113 Fig. M, N; Taf. 3 Fig. 21 *pr. cl*).

An der Basis der Pila prootica von *Dermochelys* verläßt der Nervus abducens das Cavum cranii (Fig. G—N; Taf. 3 Fig. 17 *f. VI*). Dann grenzt der Pfeiler bei *Dermochelys* und *Chelonia* das Foramen prooticum (Fig. G—L; Taf. 3 Fig. 17, 19 *f. V*), in dem das Ganglion trigemini liegt, nach vorn ab. Der Oberrand dieses Foramens wird von der darüber gelegenen undurchbrochenen Knorpelwand gebildet. Über den Übergang dieser Fläche in die Wandung des Cavum cranii der Labyrinthregion und in die bei *Dermochelys* einerseits und *Chelonia* und *Chelydra* andererseits dabei zutage tretenden Differenzen vgl. S. 94, 95. Dasselbst wurden auch bereits die nötigen Angaben über die einzigen Knorpelreste gemacht, die sich am Chondrocranium von *Chelydra* in der Jugend und im mehr erwachsenen Zustande medial von den Parietalpfeilern finden. Dem Foramen prooticum von *Chelonia* und *Dermochelys* entspricht bei *Lacerta* wahrscheinlich nur die Incisura prootica (GAUPP, 1900), die ein Teil der Fenestra prootica der Lacertilier ist; letztere wird bei *Dermochelys* und *Chelonia* nicht weiter ausgebildet. — Bei *Chelydra* wird ein Foramen prooticum im Skelet überhaupt nicht abgegrenzt; der vordere Abschluß der Öffnung, in der das Ganglion trigemini liegt und die ihm also entspricht, ist bei meinen Stadien von *Chelydra* nur durch Bindegewebe erreicht (S. 113 Fig. M, N *bw*).

Während die Pila prootica bei *Dermochelys* und *Chelonia* die vordere Grenze des Foramen prooticum darstellt, schließt sie bei dem reifen Embryo von *Dermochelys* eine längliche Öffnung nach hinten ab, die ich ihrer Lage nach Fenestra supratrabecularis nenne (S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L *fe. str*). Wie der

Name sagt, ist sie unten von der Trabecula begrenzt und oben von einer horizontalen Spange, die von der Stelle, wo die *Pila prootica* in die solide obere Seitenwand übergeht, nach vorn, unter der Durchtrittsstelle des Oculomotorius, in das Subiculum infundibuli verläuft; sie sei *Taenia supratrabecularis* genannt (*t. str.*).<sup>1)</sup> Bei *Chelonia* finde ich beim Jugendstadium beiderseits nur den vordersten Teil dieser *Taenia supratrabecularis* als einen vom Subiculum nach hinten bis unter die Durchtrittsstelle des Oculomotorius reichenden stumpfen Knorpelfortsatz (S. 107 Fig. G, H *t. str.*). Daß bei *Chelonia* eine *Taenia supratrabecularis* in früheren Stadien vollständig ist, schließe ich aus der Angabe von GAUPP (1905 b, p. 788), wonach der Oculomotorius ein eigenes Foramen besitzt.

Bei *Chelydra* finde ich keine Spur einer *Taenia supratrabecularis*.

Die vordere Begrenzung der Fenestra supratrabecularis bei den Embryonen von *Dermochelys* und auch von *Chelonia* (wenn man bei letzterer an ein Stadium mit noch erhaltener *Taenia supratrabecularis* denkt) wird von dem hinteren Abschluß des Septums gebildet und ist demnach für *Dermochelys* und *Chelonia* verschieden (vgl. S. 114 ff. Taf. 3 Fig. 17, 19). Unten wird die Fenestra supratrabecularis durch die Trabekeln begrenzt. Die *Taenia supratrabecularis* stellt beim Embryo von *Dermochelys* und *Chelonia* gleichzeitig den unteren Rand der Fenestra oculomotoria dar (Fig. J—L *fe. III*). Bei der erwachsenen *Chelonia* verschwindet sie vollständig, so daß die Räume beider Fensterbildungen, der Fenestra oculomotoria und supratrabecularis, ineinanderfließen zu einem großen Fenster, für das nach dem einzigen, hier durchtretenden Nerven auch der Name Fenestra oculomotoria beibehalten werden mag (Fig. G, H *fe. III*). Auch bei *Dermochelys* erfolgt mit zunehmendem Alter die Auflösung der *Taenia supratrabecularis*, aber nur im hinteren Teile. Denn ich glaube annehmen zu dürfen, daß die paarigen Knorpelvorsprünge, die sich am hinteren Septalrand über der Trabecula communis gegen das Dorsum sellae erheben (Taf. 3 Fig. 17 *t. str.*), nichts weiter sind als Rudimente der *Taenia supratrabecularis* und daß die Öffnungen, die durch sie und die verknöcherten Trabekeln eingefast sind, demnach als Reste der Fenestrae supratrabeculares anzusprechen sind (Taf. 3

1) Ob diese *Taenia supratrabecularis* mit der Supratrabecula SUSCHKIN's bei *Tinnunculus* etwas zu tun hat, kann ich nach dem darüber vorliegenden Materiale (SUSCHKIN 1899, p. 120; FILATOFF 1906, p. 632) nicht entscheiden.

Fig. 17 *fe. str.*). Dafür sprechen einmal ihre Lagebeziehungen, die an die embryonalen Beziehungen anklingen. Die relativ tiefere Lage der Taenia supratrabecularis erklärt sich daraus, daß, nachdem einmal ihre hintere Hälfte verloren oder die ganze Spange einfach nicht weiter gewachsen war, das Subiculum beim Heranwachsen der hinteren Partie des Septums höher gelegt wurde und auch die ganze Basalplatte und damit das Dorsum sellae höher wurden (letzteres nicht zum mindesten unter dem Einflusse des Parasphenoids), während die Taenia supratrabecularis diese Verschiebung nicht mitmachte. Auch spricht die ungleiche Ausdehnung der beiden kleinen Spangen (die linke ist abwärts gekrümmt und schwächer) dafür, daß es sich um Teile handelt, die sich rückbilden. Sodann ist kaum anzunehmen, daß wir es hier etwa mit einer Neubildung zu tun haben, während eine in derselben Gegend beim Embryo angelegte kräftige Spange verloren gegangen wäre.

Die Fenestra oculomotoria ist beim Embryo von *Dermochelys* (S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L *fe. III*) schon eine ziemlich große Öffnung, aber in der Hauptsache doch noch von dem Nerven ausgefüllt. Bei der Erwachsenen (Taf. 3 Fig. 17) dagegen stellt sie ein großes, bindegewebig verschlossenes Fenster dar. Der Nervus oculomotorius ist bei meinem erwachsenen *Dermochelys*-Kopf nicht erhalten. Sein Austritt liegt vermutlich in dem vorderen oberen Teil der Fenestra oculomotoria, wo der Nerv in der großen Fenestra an dem ganzen Kopfe von *Chelonia* (Taf. 3 Fig. 19 *fe. III*), bei der alle Gehirnnerven erhalten sind, die Schädelhöhle verläßt. Begrenzt wird die Fenestra oculomotoria nach unten zuerst durch die Taenia supratrabecularis, später bei *Chelonia* durch die für die embryonale Fenestra supratrabecularis angegebenen Grenzen und bei *Dermochelys* durch das Rudiment der Taenia supratrabecularis, den hinteren ansteigenden Septalrand und den Rand des Dorsum sellae. Die hintere Grenze ist bei beiden dauernd die Pila prootica. — Die obere Grenze stellt eine kleine Spange dar, die die Fenestra oculomotoria von der Fenestra trochlearis trennt und die ich bei *Dermochelys* (S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L; Taf. 3 Fig. 19) immer finde, bei *Chelonia* aber nur in dem Kopfe des erwachsenen Exemplars (Taf. 3 Fig. 19). Aus GAUPP's Angaben (1905 b, p. 788) aber, daß nämlich auch der Trochlearis sein eigenes Foramen in der knorpiligen Cranialwand habe, kann man entnehmen, daß eine Fenestra trochlearis auch beim Embryo von *Chelonia* vorkommt; bei dem mir vorliegenden reifen Embryo von *Chelonia* fehlt eine die Fenestra oculomotoria



nach oben grenzende Spange auf der linken Seite gänzlich, auf der rechten aber ist sie durch ein isoliertes längliches Knorpelstückchen (S. 107 Fig. G d) vertreten, das zwischen der Austrittsstelle des Oculomotorius und Trochlearis in dem die Gehirnhöhle hier an Stelle von Knorpel abschließenden Bindegewebe gelegen ist. Dadurch wird bei diesem Stadium auf der linken Seite ein großes ungeteiltes Fenster erreicht (abgesehen davon, daß vom Subiculum infundibuli unter dem Oculomotoriusaustritt, der kurze, dem vorderen Abschnitt der Taenia supratrabecularis entsprechende Vorsprung nach hinten geht). Das isolierte, in Bindegewebe eingebettete Knorpelrestchen auf der rechten Seite spricht, wie mir scheint, mehr für Rückbildung einer Spange zwischen Oculomotorius und Trochlearis als für beginnende Neubildung einer solchen, was freilich auch nicht ausgeschlossen wäre. Liegt aber Rückbildung vor, so muß man eben ziemlich große Variabilität in der Ausbildung des Chondrocraniums von *Chelonia* zugeben, denn die gesonderte Fenestra trochlearis an dem mir vorliegenden ziemlich erwachsenen Kopfe von *Chelonia* dürfte keine vereinzelt stehende Ausnahme darstellen, da auf HOFFMANN'S Zeichnung ebenfalls ein entsprechendes Fenster abgebildet zu sein scheint.

Den vorderen Rand der Fenestra oculomotoria beim reifen Embryo von *Dermochelys* bildet eine Knorpelbrücke, die vom Subiculum infundibuli zwischen Fenestra oculomotoria und optica in die obere zusammenhängende Knorpelwand übergeht. — Bei *Chelydra* tritt der Trochlearis ebenso wie der Oculomotorius nur durch das die Seitenwand der Gehirnhöhle darstellende Bindegewebe ohne jede Umgrenzung durch Knorpelteile.

Die genannte Fenestra trochlearis ist bei *Dermochelys* (S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L; Taf. 3 Fig. 17 *fe. IV*) und wo sie bei *Chelonia* auftritt (Taf. 3 Fig. 19 *fe. IV*), wesentlich kleiner als die Fenestra oculomotoria. Sie dient dem Durchtritt des N. trochlearis und erweitert sich bei *Dermochelys* beträchtlich im zunehmenden Alter; das Lumen ist dann wie in der Fenestra oculomotoria außer dem Austrittsloch für den Trochlearis mit Bindegewebe überspannt. Die Fenestra wird nach unten durch die eben erwähnte kleine Spange abgeschlossen und nach vorn durch die ziemlich breite Knorpelbrücke, die direkt über und lateral vom Subiculum infundibuli hinter der Fenestra optica liegt, nach hinten durch eine ebensolche Brücke von dem obern Teile des Foramen prooticum getrennt. Nach oben zu grenzt bei *Dermochelys* die geschlossene obere Seitenwand der

hinteren Orbitalregion an, die bei *Chelonia* in Reduktion ist und bei *Chelydra* auf den mir vorliegenden Stadien fast ganz fehlt.

Die besprochenen Öffnungen in der Schädelseitenwand der hinteren Orbitalregion bei *Dermochelys* und *Chelonia*, die Fenestrae supratrabecularis, oculomotoria und trochlearis, die nur bei dem reifen Embryo von *Chelonia* rechts fast ganz einheitlich zusammenfließen, dürften zusammen der großen Fenestra metoptica der Lacertilier (GAUPP, 1900) entsprechen; diese hat dieselben Lagebeziehungen, auch treten Oculomotorius und Trochlearis durch sie aus.<sup>1)</sup>

Die oberen undurchbrochenen Seitenwände in der hinteren Orbitalregion bei *Dermochelys* steigen ziemlich steil nach oben und lassen für das Gehirn nur einen recht schmalen Raum zwischen sich frei. Bei *Chelonia* (und ebenso bei *Chelydra*) ist die Gehirnhöhle relativ breiter (vgl. Taf. 6 Fig. 32—34; Taf. 8 Fig. 40; Taf. 10 Fig. 59, 60) und ihr unterer Teil mehr gerundet, während die Ebenen der Seitenwände bei *Dermochelys* spitzer aufeinandertreffen. Die oberen Seitenwände laufen nach vorn, in die vordere Orbitalregion, kontinuierlich weiter als Plana supraseptalia (Fig. G—L; Taf. 3 Fig. 17, 19); über den Anschluß der Seitenwände nach hinten, an die Labyrinthregion, vergleiche S. 94. Bei *Chelonia* ist bei Erwachsenen (Taf. 3 Fig. 19) der größte Teil der hinteren oberen Wandung von oben her reduziert, da eben die in sagittaler Richtung plattig ausgebildeten oberen Teile der Descensus parietales eine Knorpelwandung überflüssig machen. Erst vor diesen, in der vorderen Orbitalregion, erhebt sich bei *Chelonia* die Knorpelwand bis hinauf zum knöchernen Schädeldach, genau dem Vorderrande der Descensus parietales folgend.

Die Descensus parietales spielen im Schädel der Schildkröten eine besondere Rolle. Ihre starke Ausbildung hat bei *Chelydra* die Knorpelwände des Primordialcraniums der hinteren Orbitalregion ganz verdrängt; bei *Chelonia* vertritt nur ihr oberer verbreiteter Teil die laterale Knorpelwand des Chondrocraniums. Während aber

1) Was die übrigen großen Fensterbildungen bei *Lacerta* anlangt, so ist, wie gesagt (S. 118), von der Fenestra prootica wahrscheinlich nur ein Teil als Foramen prooticum bei *Dermochelys* und *Chelonia* vorhanden. Der Fenestra optica von *Lacerta* entspricht die wesentlich kleinere gleichnamige Öffnung bei *Dermochelys* und *Chelonia*, und von der mächtigen Fenestra epiptica ist vielleicht ein bei der erwachsenen *Dermochelys* vorhandenes bindegewebig geschlossenes Fenster (S. 130) in der Seitenwand der vorderen Orbitalregion ein Homologon; seine Bildung geht von einem kleinen Gefäßloch aus.

der bei *Chelonia* knorplig erhaltene untere Teil der Seitenwand in der hinteren Orbitalregion und bei *Chelydra* das entsprechende, die eigentliche Gehirnhöhle abschließende Bindegewebe nach innen geneigt sind, gehen die Descensus parietales gerade abwärts und verbinden sich mit den zu ihnen aufstrebenden Knochenleisten des Pterygoids; verstärkt werden die Pfeiler außen durch das gesonderte knöcherne Epipterygoid, das aus dem Processus pterygoideus des Quadratum an der Stelle verknöchert, wo sich Parietale und Pterygoid verbinden. So kommt es zwischen dem eigentlichen Cavum cranii, das vom Chondrocranium gebildet wird, und den Parietalpfeilern zu einem Nebenraum an der Schädelhöhle (vgl. Taf. 8 Fig. 40), den GAUPP bei Schildkröten zuerst erkannt und beschrieben hat (1900, p. 548, 549 Anm.; 1902, p. 177—179) und den er Cavum epiptericum genannt hat (1905a). Beim macerierten Schädel aller Schildkröten mit Descensus parietales muß es natürlich den Anschein erwecken, als erstrecke sich die Schädelhöhle seitlich bis zu den Descensus parietales; diese beteiligen sich jedoch, wie wir gesehen haben, an der Umgrenzung des Cavum cranii der Cheloniiden nur insoweit, als sie Knorpel aus der oberen Seitenwand der hinteren Orbitalregion verdrängen und dessen Stelle einnehmen. Durch die Descensus parietales und den Vorderrand des Prooticums kommt bei den Cheloniiden jenes Foramen zustande, das als Foramen sphenoidale bezeichnet wird oder auch als Foramen prooticum. Letzteres Synonym ist durchaus unzulässig, wenn man die Öffnung am Chondrocranium, die das Trigeminalganglion umschließt, als Foramen prooticum bezeichnet (S. 107 Fig. G, H; Taf. 3 Fig. 19 f. V). Für das äußere Foramen bei *Chelonia* (Taf. 8 Fig. 40), das mit dem Foramen prooticum zwar die hintere Kante am Prooticum gemeinsam hat, vorn aber durch die Descensus parietales abgeschlossen wird, hat die Bezeichnung Foramen sphenoidale allein zu gelten.

Im Kopfskelet sind diese beiden Foramina, das Foramen prooticum und das Foramen sphenoidale, bei den mir vorliegenden Vertretern unserer drei Schildkrötenarten nur bei *Chelonia* vorhanden; bei *Chelydra*<sup>1)</sup> kommt durch die Reduktion des Chondrocraniums ein Foramen prooticum im Skelet in Wegfall, bei *Dermo-*

1) Bei *Chelydra* ist der Hinterrand eines Foramen prooticum natürlich vorhanden, als identisch mit dem des Foramen sphenoidale (Taf. 3 Fig. 21 f. spl). Durch Bindegewebe (S. 113 Fig. M, N bw), nicht aber durch Skelet, ist eine Lücke in der Seitenwand der Schädelhöhle für das große Trigeminalganglion auch vorn abgeschlossen.



*chelys* durch die Reduktion der Descensus parietales ein Foramen sphenoidale.

Durch das Foramen sphenoidale bei *Chelonia* und *Chelydra* ziehen Ramus maxillaris und mandibularis n. trigemini; der Ramus ophthalmicus (V. 1) dagegen begibt sich von seinem Ganglion, das in dem Foramen prooticum größtenteils mit dem gemeinsamen Ganglion von Ramus maxillaris und mandibularis verschmolzen ist, durch das Cavum epiptericum nach vorn (vgl. Taf. 8 Fig. 40; Taf. 10 Fig. 59, 60). Durch eben diesen Raum, der auch bei *Chelydra* durch zwischen den Parietalfleischern und den Trabekeln ausgespanntes Bindegewebe (*bw*) von der eigentlichen Wand des Cavum cranii in engerem Sinne scharf gesondert ist, ziehen der Nervus abducens (VI), der an der Basis des Processus clinoides des Basisphenoids bei *Chelonia* und *Chelydra*, der verknöcherten Basis der Pila prootica, aus dem Cavum cranii austritt, und der Ramus palatinus n. facialis (= N. vidianus; Taf. 6 Fig. 32, 33; Taf. 8 Fig. 40; Taf. 10 Fig. 59, 60 n. *pal*; vgl. GAUPP, 1902, 1905a). Letzterer gelangt bei *Chelonia* an der Carotis interna nach vorn, indem er in dem Sulcus für die Carotis im Pterygoid (s. a. SIEBENROCK 1897) vor dem Canalis caroticus in diesem Knochen entlang zieht. Die Carotis interna spaltet sich (Taf. 8 Fig. 40 *car. i*) in dem Sulcus und schickt medialwärts die Arteria cereбрalis (Taf. 6 Fig. 32, 33; Taf. 10 Fig. 59, 60 *art. ce*) durch das Foramen caroticum internum im Basisphenoid in die Fossa hypophyseos. Der laterale Ast der Carotis interna aber zieht, vom Ramus palatinus n. facialis begleitet, als Arteria palatinonasalis (RATHKE, 1857; Taf. 6 Fig. 33; Taf. 10 Fig. 59, 60 *art. pm*) weiter nach vorn, durch das Cavum epiptericum; das Gefäß liegt zwischen dem Nervenast und der Trabecula communis, und beide benutzen die von SIEBENROCK als Sulcus cavernosus bezeichnete im Pterygoid nach vorn ziehende Rinne. Bei *Chelydra* gelangt der Nervus palatinus, wie dies SIEBENROCK (1897 p. 298) beschreibt, durch einen besonderen Kanal zwischen dem Canalis cavernosus und dem Canalis carotidis cereбрalis nach vorn in das Cavum epiptericum. Mit ihm zieht aber in demselben Kanale die im Vergleiche zu *Chelonia* und *Dermochelys* sehr schwache Arteria palatinonasalis, die sich weiter hinten als bei *Chelonia* und *Dermochelys* von der Carotis absplattet und zwischen Pterygoid und den lateralen Teilen der primordialen Basalplatte, dem unteren Teile des Prooticums und dem Seitenrand der Basalplatte nach vorn zieht. Weiter verläuft durch das Cavum epiptericum der Sinus cavernosus BOJANUS (Taf. 6 Fig. 32, 33; Taf. 8 Fig. 40; Taf. 10 Fig. 59, 60 *sc*; Vena lateralis capitis GROSSER u. BREZINA, 1895),

der sich davor aus verschiedenen Ästen sammelt. Er gelangt durch den Sulcus cavernosus nach hinten in das Foramen cavernosum. Der übrige Raum des Cavum epiptericum wird durch Muskulatur ausgefüllt.

Bei *Dermochelys*, wo mit dem Fehlen der Descensus parietales auch ein eigentliches Cavum epiptericum im Kopfskelet in Wegfall kommt, verlaufen die Gefäße und Nerven in dieser Gegend (Taf. 6 Fig. 32, 33) doch wesentlich gerade so wie bei *Chelonia*. An die Stelle der knöchernen Parietalpfeiler tritt ein nicht besonders stark entwickeltes Bindegewebe (Taf. 6 Fig. 32, 33 *bw*), das von dem Trigeminalganglion über dem Ramus ophthalmicus an der Außenseite der lateralen Knorpelwand ansetzt und nach unten zieht. Dabei verteilt sich das Bindegewebe in mehrere Stränge, die nach außen und nach innen in die Gegend der Trabecula communis ziehen; eine größere Fascie geht nach dem Processus pterygoideus (Taf. 6 Fig. 32, 33 *pr. pter*) des Quadratum, der auf dem Pterygoid liegt, und entspricht somit genau der Lage der Parietalpfeiler. Auf diese Weise wird auch bei *Dermochelys* eine Art von Cavum epiptericum abgeschlossen, welches dem der Cheloniiden, was die eingeschlossenen Weichteile anlangt, genau entspricht.

Der vordere Teil der Orbitalregion von *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* wird im Chondrocranium gebildet durch das Septum interorbitale und die Plana suprasedalia, die die Hemisphären und Lobi olfactorii zwischen sich beherbergen.

Bei *Chelydra* ist auf den mir vorliegenden Stadien überhaupt nur im vorderen Teile der Orbitalregion ein Chondrocranium gebildet, denn erst hier treten Knorpelwände um die Gehirnhöhle auf, die ihren hinteren Abschluß finden durch zwei die Fenestrae opticae nach hinten verschließende, in das Subiculum infundibuli verlaufende Knorpelspangen.

Das Septum interorbitale (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 6 Fig. 34; Taf. 10 Fig. 55, 56; S. 107 Fig. H; S. 111 Fig. L; S. 113 Fig. N *se. io*) erhebt sich bei den drei Arten über wulstig verdickter Basis, der Trabecula communis. Den hinteren Teil des Septums haben wir kennen gelernt. Im vorderen Teil, vor der Fenestra optica (S. 107 Fig. G, H; S. 110 Fig. J, K; S. 111 Fig. L; S. 113 Fig. M, N; Taf. 3 Fig. 17, 19, 21 *fe. II*), einer großen Öffnung, die bei Erwachsenen mehr erweitert erscheint als bei den Jugendstadien und dann bindegewebig geschlossen ist, soweit sie nicht durch den N. opticus in Anspruch genommen wird, erhebt sich das Septum interorbitale zu seiner höchsten Höhe, um darauf, dem ganzen Umrisse

des Schädels folgend, nach vorn wieder niedriger zu werden (Taf. 3 Fig. 17, 19, 21). Dann geht das Septum interorbitale kontinuierlich in das Septum nasi der Ethmoidalregion über. Bei *Chelonia* bleibt das Septum interorbitale relativ niedriger als bei *Dermochelys*; am niedrigsten ist es bei *Chelydra*, ihrer ganzen Schädelform entsprechend.

Die Plana suprasedalia (Fig. G—N; Taf. 3 Fig. 17, 19, 21; Taf. 7 Fig. 35; Taf. 10 Fig. 61 *pl. ss*) setzen sich nach oben seitlich an das Septum interorbitale an. Bei *Dermochelys* (Taf. 7 Fig. 35) ist das Cavum cranii zwischen ihnen enger als bei *Chelonia* oder *Chelydra* (Taf. 10 Fig. 61). Beim Embryo von *Dermochelys* sind die Plana suprasedalia mit dem Oberrande des Septums nicht durchgehend einheitlich verbunden, sondern im vorderen (Taf. 7 Fig. 35) und hinteren Teile dieser Verbindung liegen die Suprasedalplatten nur dicht am Septum an, ohne mit ihm zu verschmelzen, so daß bei *Dermochelys* nur in der Mitte, bei *Chelonia* sowie *Chelydra* dagegen fast für die ganze Erstreckung der Plana suprasedalia eine Verschmelzung mit dem oberen Rande des Septums eingetreten ist. Wenn auch bei *Chelydra* die Plana suprasedalia in der Höhe der Augenmitte vom Septum etwas abgesetzt erscheinen, so ist doch die knorpelige Verbindung nicht unterbrochen. — Wenn wir das Verhalten von *Dermochelys* hier als primitiv ansehen, so haben wir vielleicht Grund zu der Vermutung, daß Septum und Plana suprasedalia getrennt entstanden sind. (Über die Bedeutung dieser Frage vgl. GAUPP, 1900, p. 527ff.) — In dem hinteren Teile der Orbitalregion sind die Plana suprasedalia (wie bereits beschrieben) unter dem Einflusse der Descensus parietales schon beim Embryo von *Chelonia* etwas niedriger als bei *Dermochelys*, und noch viel mehr ist dies bekanntlich bei den Erwachsenen der Fall; bei *Chelydra* aber fehlen sie hier fast vollständig, wenigstens auf den mir vorliegenden Stadien. Die Plana suprasedalia erreichen das bei *Chelonia* in der hinteren Orbitalregion ebenfalls etwas reduzierte Knorpeldach des Schädels nicht und die knöcherne Schädeldecke erst vor dem knorpeligen Tectum cranii an den Frontalia. Anders verhält sich dies bei *Dermochelys*, bei der die Plana suprasedalia durchgehend bis an das knöcherne Dach reichen.

Bei dem reifen Embryo B von *Dermochelys* zeigt sich überdies, daß der obere Rand der Plana suprasedalia unter dem Frontale vor der Augenmitte (auf beiden Seiten) mit einem vom übrigen Planum etwas abgesetzten Knorpelstreifen zur Mediane umbiegt; der Streifen läuft vorn und hinten in dem sonst hier und bei A



überhaupt nur aufwärts gerichteten Rande des Planum suprasedale aus.

Bei der erwachsenen *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17) verschmelzen die Plana suprasedalia mit dem progressiv vergrößerten Knorpeldach in der vorderen Orbitalregion. Dies endigt erst vor der starken Verdickung der Frontalia, und die Plana suprasedalia gehen dann mit ihrem Oberrande an den Frontalia entlang bis zum Foramen olfactorium.

Dieses, die vordere Grenze der Orbitalregion, ist bei *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17, 18; Taf. 11 Fig. 62, 64, 66, 67 f. I) und bei dem mir vorliegenden Kopfe einer ziemlich erwachsenen *Chelonia* (Taf. 3 Fig. 19, 20 f. I) in einer Weise gebildet, die sehr an *Lacerta* und *Sphenodon* erinnert, während die reifen Embryonen von *Chelonia* und *Chelydra* (s. Taf. 12) hierin abweichen. Die Plana suprasedalia werden bei *Dermochelys* und der erwachsenen *Chelonia* zu einer breiten Spange, die hier von dem in das Septum nasi übergehenden Septum interorbitale abbiegt und, nach oben und vorn herumziehend, mit dem Tectum nasi verschmilzt (Taf. 3 Fig. 20; Taf. 11 Fig. 62, 64, 66, 67 ca. sph); das Septum erhebt sich zwischen diesen Spangen bis zur Höhe des Tectum nasi und verschmilzt oben mit diesem. Dadurch werden bei *Dermochelys* und der erwachsenen *Chelonia* zwei wohlumgrenzte Foramina olfactoria gebildet; medial sind sie durch das Septum nasi getrennt, oben, unten und lateral durch die beschriebene Spange abgegrenzt; diese ist nach allem der Cartilago sphenoethmoidalis, wie sie GAUPP (1900) für *Lacerta* beschreibt und wie sie sich auch bei *Emys* und *Testudo* (SEYDEL, 1896<sup>1)</sup>) sowie bei *Sphenodon* (HOWES u. SWINNERTON, 1901) findet, vollkommen homolog.

1) Wenn SEYDEL p. 459 sagt, es fänden sich bei *Testudo* nicht die freien Knorpelbalken, die das Foramen olfactorium von dem Foramen rami trigemini (SEYDEL) abgrenzen, so trifft dies insofern zu, als bei *Testudo* nur ein kleines Foramen für den Ast des Trigemini in der hinteren, mit dem Septum einheitlich verbundenen Wand der Nasenkapsel vorhanden ist, während bei *Emys* der ziemlich große Knorpelbalken das Foramen olfactorium von einer großen Fissura orbitonasalis scheidet, die mit ihrem nach unten verlängerten schmalen Teil die ganze hintere Nasenkapsel vom Septum trennt. Aber es liegt kein Grund vor, wegen der verschiedenen Ausdehnung der darunterliegenden Öffnung die dorsale Begrenzung des Foramen orbitonasale gegen das Foramen olfactorium bei *Testudo* nicht mit einer Cartilago sphenoethmoidalis zu homologisieren, die bei *Emys* und *Lacerta* genau dieselben Lagebeziehungen aufweist. (Man vgl. auch die entsprechenden Querschnitte bei *Testudo*, SEYDEL, 1896, p. 399, fig. 4, O und bei *Emys* ib., p. 435, fig. 15, O).

Wesentlich anders ist dieser Übergang der Orbital- in die Ethmoidalregion bei den Embryonen von *Chelydra* und *Chelonia* (Fig. d. Taf. 12). Die Plana suprasedalia bilden in ihrem vordersten Teile nur noch eine nach oben schwach konkave, bei *Chelydra* sehr kleine Platte über dem Septum interorbitale. Die Lobi olfactorii liegen ganz in einer tiefen Rinne an der Unterseite der Frontalia, die von jener Platte unten abgeschlossen wird. Diese Rinne zwischen den Frontalia ist bei *Chelydra* im Verhältnis zu dem sehr niedrigen Schädel stark ausgebildet. Die Frontalia schicken beträchtliche Knochenleisten abwärts (Taf. 3 Fig. 21, 22; die Leiste des rechten Frontale liegt in der Schnittfläche), die ebenso eine Seitenwand des Cavum cranii in der vorderen Orbitalregion darstellen wie die Descensus parietales in der hinteren Orbitalregion. Hier wie dort führt die Ausbildung von Bindegewebsknochen dahin, daß an den betreffenden Stellen die knorpelige Seitenwand des Chondrocraniums reduziert wird.

Die Plana suprasedalia trennen sich beim reifen Embryo von *Chelonia* hinter den hier schon sehr entwickelten Vertikalplatten der Praefrontalia von dem Septum und laufen als dünne, etwas nach oben gebogene Knorpelplättchen spitz aus (Taf. 12 Fig. 68, 70, 72 ca. sph); sie entsprechen den wohlausgebildeten Cartilagines spenoethmoidales der erwachsenen *Chelonia*. — Bei *Chelydra* (Taf. 12 Fig. 74, 75, 77) verschmälern sich bei dem reifen Embryo und bei dem halberwachsenen Exemplar die Plana suprasedalia einfach in den oberen Septalrand. Hier fehlen also Cartilagines spenoethmoidales vollständig, während *Chelonia* wechselndes Verhalten zeigt: einmal sind Cartilagines spenoethmoidales vorhanden, ein andermal sind sie ganz rudimentär. Denn man kann wegen der ganzen Gestalt der fraglichen Knorpelfortsätze bei dem *Chelonia*-Embryo nur schwer annehmen, daß sich bei diesem Exemplar im Alter wohlentwickelte Cartilagines spenoethmoidales gebildet hätten.<sup>1)</sup> Auch ist eher zu erwarten, daß sich diese, da sie ihrer ganzen Verbreitung nach primitiv sind, früh vollständig anlegen und dann gelegentlich wieder rückgebildet werden.

Das Septum interorbitale setzt sich als Septum nasi nach vorn fort (Taf. 3 Fig. 17, 19; Taf. 11 Fig. 64; Taf. 12 Fig. 70, 77 se. io, se. n). Es wird zunächst etwas niedriger und geht dann erst vor den Vertikalplatten der Praefrontalia in der Ethmoidalregion wieder

1) Was aber auch nicht ausgeschlossen wäre. Man vergleiche auch das Verhalten der Fenestra trochlearis bei der jungen und alten *Chelonia* (S. 121).

höher hinauf, um oben mit dem Tectum nasi zu verschmelzen. — Durch diesen oberen Rand des Septums werden die beiden Foramina olfactoria voneinander getrennt.

Durchbrechungen finden sich im Septum interorbitale von *Chelonia* und *Dermochelys* nicht, wenigstens soweit dieses der vorderen Orbitalregion angehört; über den hinteren Teil des Septums vgl. oben S. 114. Bei den Embryonen von *Chelydra* aber finden sich außer dem schon genannten Spalte im hinteren Septum interorbitale (unter dem Subiculum infundibuli) noch weitere Unterbrechungen des Septums in der vorderen Orbitalregion. Kurz vor der Fenestra optica ist das knorpelige Septum in seinem oberen Teile von den darüber zusammenlaufenden Plana suprasedalia getrennt; etwas davor findet sich eine ebensolche, aber weniger deutliche Lücke im Knorpel und darunter eine dritte Unterbrechung zwischen dem verdickten unteren Septalrand und der dünnen Knorpelplatte des Septums darüber (Taf. 10 Fig. 61 i). Es handelt sich bei allen diesen Unterbrechungen im Septum von *Chelydra* mehr um eine Aussperrung des Knorpels, während das perichondrale Bindegewebe über diese Lücken hinwegzieht. Sie treten viel weniger hervor als die von dünnem, faserigem Bindegewebe geschlossene Fenestra septi interorbitalis bei *Dermochelys* oder der entsprechende Spalt bei *Chelonia* und *Chelydra* (vgl. S. 115 ff.), finden sich aber wie diese an Muskelansatzstellen. Bei dem halbausgewachsenen Kopfe von *Chelydra* scheinen diese Lücken im Septum interorbitale zu fehlen.

In den Plana suprasedalia dagegen findet man bei den Embryonen von *Dermochelys* und *Chelonia* kleine, wahrscheinlich ziemlich inkonstante Foramina, durch die öfter venöse Gefäße hindurchtreten. So finde ich bei meinem *Chelonia*-Embryo über der Fenestra optica in dem Planum suprasedale der rechten Seite zwei kleine Löcher (S. 107 Fig. G aa). Bei dem *Dermochelys*-Embryo B liegen ebenfalls nur rechts zwei Unterbrechungen in dem Planum suprasedale, ein größeres hinten seitlich an der Fenestra optica und ein kleineres davor und darüber (S. 110 Fig. J ii). Weiter vorn finden sich bei demselben Embryo noch rechts und links je eine kleine Öffnung, mehr in der Nähe der Ansatzstelle der Plana an das Septum. Bei *Dermochelys* A finde ich ebenda nur links eine Öffnung für ein kleines venöses Gefäß; ein ebenfalls unpaares Loch findet sich auf der rechten Seite hinter der Fenestra optica (S. 110 Fig. K ll), zwischen ihr und der Fenestra oculomotoria, dann aber über dem Vorderende der Fenestra optica in den Plana paarige Foramina für Gefäße



S. 110 Fig. K *ee'*). Letztere könnten vielleicht den größeren Foramina entsprechen, die bei der erwachsenen *Dermochelys* (VII) (Taf. 3 Fig. 17 *ee*) vor und über den Fenestrae opticae auftreten und bei diesem Exemplare wie die Fenestrae oculomotoria und trochlearis größtenteils bindegewebig geschlossen sind. In ihnen hat man möglicherweise (s. S. 122 Anm.) Homologa der großen Fensterbildungen in den Seitenwänden des Chondrocraniums von *Lacerta* zu sehen, die GAUPP (1900) als Fenestrae epipticae bezeichnet. Jedoch ist diese Deutung bei der Inkonstanz aller der eben aufgeführten Foramina bei *Dermochelys* nicht sicher.

Auf eine detaillierte Aufführung der beim reifen Embryo von *Chelydra* in den Plana suprasedalia auftretenden Öffnungen gehe ich nicht ein. Während sich hinten über der Fenestra optica beiderseits eine kleine Lücke findet (S. 113 Fig. M, N *ff*), ist der Knorpel der Plana davor jederseits sechs- bis siebenmal unregelmäßig unterbrochen, teilweise auch vom Rande her eingeschnitten. Bei dem halberwachsenen Exemplar von *Chelydra* ist diese Partie der Plana relativ kleiner, aber einheitlich.

Bei der erwachsenen *Dermochelys* (VII) findet sich hinter der Fenestra optica in der Knorpelpartie, die sich zum Subiculum infundibuli neigt, jederseits ein ziemlich auffallendes kleines Foramen (Taf. 3 Fig. 17 *gg*), das wahrscheinlich ein Gefäß enthielt, aber bei keinem der beiden Embryonen anzutreffen ist. Das entsprechende Gefäß mußte also hier entweder durch den vorderen Teil der Fenestra suprasedalis oder den unteren Teil der Fenestra optica austreten. Bei *Chelonia* und *Chelydra* findet sich kein Homologon dieser Öffnung. — Möglicherweise hat eine andere, erwähnenswerte Öffnung bei *Dermochelys* (VII) Beziehungen zur Arteria ophthalmica. Sie findet sich allerdings nur auf der rechten Seite gerade vor dem Vorderrande der Fenestra optica an der Stelle, wo hier das Planum suprasedale auf das Septum stößt (Taf. 3 Fig. 17 *hh*).

GAUPP (1905 b, p. 788) gibt für den Embryo von *Chelonia* besondere Foramina ophthalmica (für die Arteria ophthalmica) an, die ich bei meinen *Chelonia*-Stadien nicht antreffe. Wo bei dem Embryo von *Chelonia* die Arteria ophthalmica durchzieht, kann ich nach meinen Schnitten leider nicht sicher entscheiden.

### Regio ethmoidalis.

Die eigenartig geschlossene, von *Lacerta* z. B. in vieler Hinsicht sehr abweichende Nasenkapsel der Schildkröten hat bis jetzt nur für *Testudo*, *Emys* und *Chrysemys* durch SEYDEL (1896) Bearbeitung

erfahren. Dieser Autor hatte es aber hauptsächlich auf die Darstellung des Geruchsorganes selbst und seines Nebenorgans, des JACOBSON'schen Organes, abgesehen; das Skelet wurde im Anschluß daran behandelt. Die Frage der Muschelbildung bei Cheloniiden wird in den Arbeiten von GEGENBAUR (1873) und SOLGER (1876) kurz besprochen. Im Anschluß an GEGENBAUR's Angaben über die Nase von *Chelonia caouana* DAUD. (= *Caretta caretta* L. SIEBENROCK, 1909) hat C. K. HOFFMANN (1890) in: BRONN's Klassen und Ordnungen des Thierreichs auch die Nase von *Dermochelys* nach Querschnitten kurz beschrieben, wobei er hauptsächlich auf die Epithelverhältnisse hinweist. Die knorplige Nasenkapsel wurde gar nicht beachtet, und seine Bemerkungen über das Lumen der Nase sind nicht sehr klar; auch scheinen ihm manche Ähnlichkeiten, die zwischen der Nase der Cheloniiden und der von *Dermochelys* bestehen, nicht aufgefallen zu sein. Dies und die engen Beziehungen, die zwischen der Gestalt der Nasenkapsel und der Form des Lumens der Nasenhöhle bestehen, lassen es wünschenswert erscheinen, daß der Darstellung der zum Chondrocranium gehörigen knorpligen Kapsel der von mir behandelten Schildkröten, meiner eigentlichen Aufgabe an dieser Stelle, eine kurze Übersicht über den Binnenraum der Nase vorausgehe. Ich will *Chelydra* zuerst besprechen, weil sie sich in dem Lumen der Nase am engsten an *Emys*, in manchem auch an *Testudo* anschließt; bei diesen sind die komplizierten Verhältnisse durch SEYDEL (1896) sehr klar dargestellt worden. — Wie bei *Emys* und *Testudo* läßt das Lumen der Nasenhöhle von *Chelydra* eine Einteilung in drei Abschnitte zu: Einführungsgang, eigentliche Nasenhöhle und Ductus nasopharyngeus.<sup>1)</sup>

Der Einführungsgang bei *Chelydra* (S. 132 Fig. O, P *eg*) erweitert sich nach innen gegen die Nasenhöhle zu mehr und mehr. Er unterscheidet sich von dem bei *Emys* und *Testudo* darin, daß er stark nach unten geneigt ist und nicht fast horizontal verläuft wie bei diesen. Die Erweiterung kommt hauptsächlich durch die Neigung des Bodens nach hinten unten zustande, während bei *Testudo* und *Emys* das Dach des Einführungsganges nach hinten oben ansteigt.

---

1) Nach FUCHS (1907) ist der Ductus nasopharyngeus der Schildkröten als Choanengang zu bezeichnen, weil er ursprünglich ein Teil der Nasengrube und nicht der Mundhöhle ist. Ich übernehme mit SEYDEL's übriger Nomenklatur auch die Bezeichnung Ductus nasopharyngeus in dem neutralen Sinne eines Ganges von der Nasenhöhle zur Mundhöhle, ohne daß ich damit FUCHS' Angaben bestreiten will.

Wie bei *Emys* ist der Einführungsgang gegen die eigentliche Höhle durch einen niedrigen „Grenzwall“ (S. 132 Fig. O, P *gw*) (SEYDEL) abgesondert, der namentlich auf der lateralen Seite und am Dache nach hinten abgesetzt ist, indem er mit scharfer Kante in die Höhle nach hinten hineinragt.

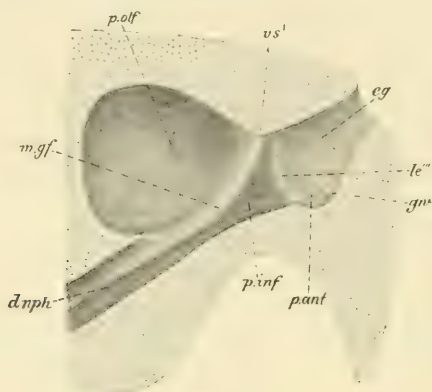


Fig. O.

*Chelydra serpentina*, halberwachsenes Exemplar. Sagittalschnitt durch die Nase mit den Weichteilen. Ansicht der medialen Seite. 3,6:1.

*d. nph* Ductus nasopharyngeus; *eg* Einführungsgang; *gw* Grenzwall; *le'''* Leiste (s. S. 135); *m. gf* mediale Grenzfalte; *p. ant*, *p. inf* Pars anterior, inferior des JACOBSON'schen Organs (nach SEYDEL); *p. olf* Pars olfactoria; *v. s'* Querwulst im Dach der Nasenhöhle, in dem die mediale und laterale Grenzfalte zusammenlaufen.

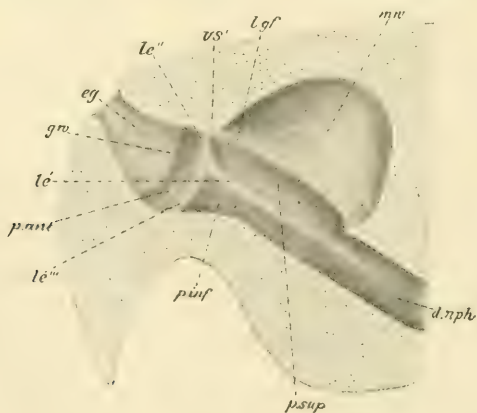


Fig. P.

Wie Fig. O; Ansicht der lateralen Seite. 3,6:1.

*le'*, *le''*, *le'''* Leisten (s. S. 134, 135); *l. gf* laterale Grenzfalte; *mn* Muschelwulst; *p. sup* Pars superior des JACOBSON'schen Organs (nach SEYDEL); die übrigen Bezeichnungen s. bei Fig. O.



In der eigentlichen Nasenhöhle ist eine Pars olfactoria von einer darunter und davor liegenden Pars respiratoria deutlich abgesetzt. Ich übernehme hier diese Termini, die SEYDEL für die entsprechenden Abschnitte des Nasenlumens von *Emys* und *Testudo* gebraucht (1896, p. 390), obwohl sie von GAUPP (in ECKER-WIEDERSHEIM's Anatomie des Frosches 2. Aufl. 1904, p. 621/622) und nach ihm von ZUCKERKANDL (1908, p. 817) beanstandet wurden, denn einmal existieren für die beiden wohl abgegrenzten Teile der Nasenhöhle keine prägnanten Bezeichnungen, und dann ermöglicht die Anwendung der Terminologie SEYDEL's einen leichteren Vergleich mit seiner Arbeit, der wichtigsten und eingehendsten über das Geruchsorgan bei Schildkröten. Mit aus letzterem Grunde übernehme ich auch die Bezeichnung „JACOBSON'sches Organ“ für den ausgedehnten mit Sinnesepithel bedeckten Bezirk in der Pars respiratoria, Verhältnisse, in denen *Chelydra Emys* ziemlich gleicht, während *Chelonia* und *Dermochelys* abweichen. Ich will mich dieser Deutung SEYDEL's damit nicht unbedingt anschließen; sie wird von MIHALCOWICS (1899, p. 25—30) bekämpft und auch von PETER (1901, p. 44) in Zweifel gezogen, aber wahrscheinlicher scheint es mir doch, daß SEYDEL's JACOBSON'sches Organ als solches aufzufassen ist — wenn es überhaupt bei Schildkröten auftritt — und nicht das Epithelrohr, das sich bei *Chelydra* genau wie bei *Emys* findet und das MIHALCOWICS für ein JACOBSON'sches Organ hält. Dieses Rohr ist, wie schon SEYDEL angibt, jedenfalls nur der mit mehrschichtigem Epithel überzogene Ausführgang der Glandula nasalis medialis; daß er ein JACOBSON'sches Organ darstelle, weist auch ZUCKERKANDL zurück (1908, p. 818).

Getrennt werden die beiden Abschnitte der eigentlichen Nasenhöhle, die Partes respiratoria und olfactoria, bei *Chelydra* durch eine laterale und eine mediale Grenzfalte (SEYDEL; S. 132 Fig. O, P; Taf. 9 Fig. 53 *m. gf*; *l. gf*). Im Gegensatze zu *Emys* gehen die beiden Grenzfalten nicht vom Grenzwall aus, sondern beginnen weiter hinten und stehen durch eine Falte, die vom Dache der Nasenhöhle nach unten vorspringt, miteinander in Verbindung (Fig. O, P *v. s'*). Durch diese Falte wird eine Abgrenzung der Pars olfactoria von der Pars respiratoria auch von oben her angebahnt. Die laterale Grenzfalte zieht, außer ganz vorn, durchweg etwas weiter dorsal als die mediale Grenzfalte nach hinten unten hin gegen die innere Öffnung des Ductus nasopharyngeus (Fig. O, P *d. nph*), ist aber unter der Pars olfactoria nicht mehr für sich abgegrenzt,

sondern bildet den unteren Rand des Muschelwulstes (Fig. P; Taf. 9 Fig. 52 *mic*). Ähnlich verhält sich die laterale Grenzfalte ja auch bei *Testudo*, der *Chelydra* hier auch insofern gleicht, als sie den gleichen starken Muschelwulst ausbildet, während dieser bei *Emys* nur geringe Prominenz hat. Dieser untere Rand des Muschelwulstes biegt bei *Chelydra* über der inneren Öffnung des Ductus nasopharyngeus medialwärts um (Fig. P). Die mediale Grenzfalte (Fig. O) springt bedeutend mehr in das Lumen der Nasenhöhle vor als die laterale Grenzfalte. Nachdem sie sich anfangs stark gesenkt hat, läuft sie dann mit geringerer Neigung nach hinten zu in der Hauptsache in den Ductus nasopharyngeus flach aus; nur ein kleiner Wulst geht an der inneren Öffnung des Ductus nasopharyngeus von der Grenzfalte aus lateralwärts, um sich mit dem von der lateralen Seite kommenden Teil der lateralen Grenzfalte (bzw. des Unterrandes des Muschelwulstes), der die obere Peripherie der Öffnung bildet, zu vereinigen.

Die Pars olfactoria von *Chelydra*, ein in sagittaler Richtung ausgedehnter Spaltraum, gleicht mehr der von *Testudo* als der von *Emys*, einmal durch den im ganzen viereckigen Umriß, hinter dessen hinterer oberer Ecke die Eintrittsstelle des Olfactorius (Taf. 3 Fig. 21 *fi. on*) gelegen ist, dann aber auch durch die Ausbildung eines kräftigen Muschelwulstes, der denselben Aufbau wie bei *Testudo* zeigt. Dagegen nähert sich die Pars respiratoria durchgängig *Emys*, namentlich hinsichtlich der Ausbildung des JACOBSON'SCHEN Organs (SEYDEL), wie bereits bemerkt. Die Pars respiratoria liegt vor und unter der Pars olfactoria; in ihren Bereich fällt vorn die innere Öffnung des Einführungsganges. Hinter dem erwähnten Grenzwall erweitert sich der vorderste Teil der Pars respiratoria wesentlich nur nach unten und auch lateral, weniger nach der medialen Seite und nach oben. An Stelle des engen Recessus, der bei *Emys* an der medialen Seite der Pars respiratoria zwischen dem Grenzwall und dem Anfangsteil der medialen Grenzfalte liegt (SEYDEL, p. 430, fig. 13b), treffen wir bei *Chelydra* zwischen dem medial kaum ausgeprägten Grenzwall und der Grenzfalte, die hier erst weiter hinten beginnt (s. S. 133), eine beträchtlichere, von vorn nach hinten ausgedehnte Einbuchtung. Wie bei *Emys* zieht an der lateralen Wand der Pars respiratoria eine leistenartige Erhebung (S. 132 Fig. P *lc'*) von hinten nach vorn. Sie zeigt sich hinten bereits im Ductus nasopharyngeus und zieht langsam ansteigend, etwa parallel der lateralen Grenzfalte, nach vorn. Hier teilt sich die Leiste

(s. *Emys* bei SEYDEL) in einen oberen (Fig. P *le''*) und einen unteren Schenkel (Fig. P *le'''*). Ersterer läuft nach dem Ursprung der lateralen Grenzfalte am Dache der Nasenhöhle und endet hier; entsprechend dem weiter hinten als bei *Emys* liegenden Anfang der lateralen Grenzfalte zieht der obere Schenkel bei *Chelydra* nicht wie bei jener schräg nach vorn oben, sondern fast senkrecht, schon eher etwas nach rückwärts gerichtet, nach oben.

Der untere Schenkel der lateralen Leiste geht nach unten und etwas vorwärts, biegt auf dem Boden der Nasenhöhle medianwärts um und verläuft dann nach hinten oben gegen den Ursprung der medialen Grenzfalte (Fig. O *le'''*) und teilt so die Einbuchtung zwischen dieser und dem Grenzwall (s. S. 133). Im Gegensatz zu *Emys* ist auf der medialen Seite eine von der medialen Grenzfalte nach unten hinten verlaufende Leiste nicht sichtbar (parallel der Leiste an der lateralen Wand vgl. SEYDEL, fig. 14b *b<sub>1</sub>—b<sub>1</sub>*).

Bei der Präparation der Nasenkapsel von *Chelydra* erscheinen die beschriebenen Leisten, ebenso auch die Grenzfaltens sowie der Muschelwulst und der größte Teil der medialen Wand der Pars olfactoria auffallend hell weißlich gefärbt, während die übrigen, tiefer liegenden Bezirke sich in einem schwärzlichen Farbton repräsentieren. Diese Differenz in der Färbung beruht keineswegs auf Differenzen im Epithel, sondern hat eine andere Ursache, wie Querschnitte lehren. In dem an die Knorpelkapsel innen anschließenden Gewebe findet sich außer in der hinteren Pars olfactoria reichlich schwarzes Pigment. Dieses schimmert durch die der Kapsel dicht anliegenden Epithelbezirke durch, während die Leisten und Grenzfaltens durch Bindegewebe usw. von den Knorpelwänden und dem ihnen anlagernden Pigment getrennt sind, so daß letzteres durch diese dickeren Gewebsschichten nicht erblickt werden kann.

Durch die Hervorwölbungen der Wände der Pars respiratoria zerfällt diese, wie bei *Emys*, in mehrere Abschnitte, nach SEYDEL zugleich Abschnitte des JACOBSON'schen Organs. Eine Pars anterior unterscheidet sich bei *Chelydra* von demselben Teile bei *Emys* nur durch den etwas anderen Umriß, bedingt durch den Verlauf der vorderen Schenkel der Leiste an der lateralen Wand. Die Pars anterior (Fig. O, P *p. ant*) ist danach namentlich auf der medialen Seite von vorn nach hinten ausgedehnt, lateral und unten aber enger und auch tiefer eingebuchtet. Ihre Grenzen sind in der Hauptsache durch den Grenzwall und die Schenkel der lateralen Leiste gegeben. Eine Pars superior (Fig. P *p. sup*), zwischen der Grenzfalte oben



und der Längsleiste in der Pars respiratoria unten, ist bei *Chelydra* nur auf der lateralen Seite abgegrenzt, da die bei *Emys* unter der medialen Grenzfalte vorhandene Leiste (s. S. 135) fehlt. Weil die ganze mediale Partie unter der medialen Grenzfalte sehr niedrig ist, kann man sie bequem zur Pars inferior (Fig. O, P p. inf) rechnen, die im übrigen bei *Chelydra* ebenso wie bei *Emys* zu begrenzen wäre. — Auf der anderen Seite gleicht *Chelydra Testudo* wieder mehr darin, daß der hintere Teil der Pars respiratoria stark zur Seite abgebogen ist und daß die mediale Grenzfalte hier lateralwärts bis senkrecht unter die laterale Grenzfalte reicht (d. h. unter deren hintere Fortsetzung, den unteren Rand des Muschelwulstes), ja auch noch weiter lateralwärts vorspringt. Die Oberseite der medialen Grenzfalte zeigt an dieser Stelle Faltenbildungen und ebenso in noch höherem Maße die darüber liegende, direkt nach unten sehende Seite der lateralen Grenzfalte, der untere Teil des Muschelwulstes.

Über den Ductus nasopharyngeus von *Chelydra* (S. 132 Fig. O, P d. nph) habe ich nichts wesentliches zu bemerken. Er ist gegen die eigentliche Pars respiratoria nicht merklich abgesetzt und weist an seiner lateralen Wand einen verhältnismäßig großen, flachen, blind endenden Recessus auf (Taf. 9 Fig. 52 rec. d. n), wie auch bei *Emys* und *Testudo*. MIHALKOWICS (1899), der diesen Recessus als Kieferhöhle, Sinus maxillaris, bezeichnet, gibt (p. 27) an, er erstrecke sich bei *Emys* caudalwärts. SEYDEL fand ihn bei *Emys* und *Testudo* sowie bei „anderen Formen“ (1896, p. 398) nach vorn gerichtet, und ebenso ist er auch bei *Chelydra* ausgebildet.

Das das Nasenlumen auskleidende Epithel ist im Einführungsgange ein mehrschichtiges Plattenepithel, das allmählich in das hohe Sinnesepithel der Pars respiratoria und Pars olfactoria übergeht; es kleidet die eigentliche Nasenhöhle ziemlich einheitlich aus. Ein indifferentes Epithel, wie es sich nach SEYDEL namentlich auf den Grenzfalten und Leistenbildungen bei *Emys* findet, kann ich an meinen allerdings sehr dicken, aber histologisch ganz vortrefflich erhaltenen Schnitten bei *Chelydra* nicht unterscheiden. Der Ductus nasopharyngeus ist mit niedrigem Cylinderepithel belegt, in das das Sinnesepithel der Nase übergeht. Besonders ausgezeichnet ist das Epithel der Pars olfactoria dadurch, daß sich in ihm bei *Chelydra* BOWMAN'sche Drüsen (Taf. 9 Fig. 52, 53 b. dr) in großer Anzahl finden, während sie sonst in der Nasenhöhle fehlen, genau wie bei *Emys* und *Testudo*.

Eine *Glandula nasalis externa* ist bei *Chelydra* ähnlich wie bei *Testudo* ausgebildet. Der ziemlich weite Ausführungsgang dieser Drüse mündet in den erweiterten Teil des Einführungsganges der Nasenhöhle. Die Drüse selbst liegt ganz außerhalb der Nasenkapsel, die ihr Ausführungsgang durchsetzt. Ihr größerer vorderer Teil befindet sich über der Knorpelbekleidung des Einführungsganges der Nasenhöhle, unter dem Praefrontale, und reicht bis etwa zur vorderen Grenze dieses Knochens nach vorn. Der hintere Teil der Drüse lagert in einem engen Gange, der dadurch zustande kommt, daß die an Praefrontale und Maxillare anliegende Seitenwand der Knorpelkapsel etwas über dem Niveau der lateralen Grenzfalte nach innen eingebuchtet ist. Diese Einbuchtung erweitert sich hinten in die Höhlung des knorpiligen Muschelwulstes, die ganz durch den hintersten Teil der *Glandula nasalis externa* (Taf. 9 Fig. 52 *gl. e*) ausgefüllt ist (s. a. *Testudo* bei SEYDEL).

Eine *Glandula nasalis medialis* mündet auf der medialen Seite der Nasenhöhle in die obere Pars anterior. Der lange Ausführungsgang — das JACOBSON'sche Organ nach MIHALKOWICS — ist mit mehrschichtigem Epithel bekleidet; vereinzelte Acini liegen ihm an und münden in ihn ein. Der Gang verläuft am Septum her unter einer allmählich stärker werdenden Knorpelleiste, die die mediale Grenzfalte stützt, zuletzt stark nach hinten umbiegt und so fast senkrecht steht. Der Drüsengang durchsetzt diesen Teil der Knorpelleiste (Taf. 9 Fig. 52 *gl. m*); er nimmt hier eine Anzahl Drüenschläuche auf, die einen eigentlichen kleinen Drüsenkörper bilden und die hinter dem bezeichneten Foramen und über dem Foramen praepalatinum (s. S. 150) gelegen sind.

Über den Binnenraum der Nase von Cheloniiden besitzen wir die erwähnte Beschreibung von GEGENBAUR (1873) für *Caretta caretta* L., die durch zwei Abbildungen gut erläutert wird. Nach SOLGER (1876) schließt sich *Chelonia midas* eng an diese Form an.

Die Nase bei *Chelonia* weicht von der bei *Chelydra* und auch bei *Emys* und *Testudo* (sowie bei *Trionyx* nach HOFFMANN, 1890) ziemlich stark ab, sowohl in der Lage der großen Abschnitte wie im einzelnen. Der Einführungsgang zeigt in seinem hinteren Teile keine wesentliche Erweiterung, sondern behält während seines ganzen Verlaufs etwa dasselbe Volumen bei. Er mündet plötzlich, ohne daß ein ausgeprägter Grenzwall auftritt, in einem nach oben und unten ausgedehnten Raum. Dieser bildet den Hauptteil der Pars respiratoria der eigentlichen Nasenhöhle von *Chelonia*, die sich hier

ebensowohl von einer Pars olfactoria scheiden läßt wie bei *Chelydra*, jedoch ist die gegenseitige Lagerung beider Teile bei den zwei Formen ziemlich verschieden. Bei *Chelonia* liegt nämlich die Pars respiratoria fast nur vor der Pars olfactoria; diese, die „innere Riechgrube“ GEGENBAUR's, öffnet sich nach unten in den Ductus nasopharyngeus. Pars respiratoria und Pars olfactoria sind weiter bei *Chelonia* durch eine vertikale Querwand völlig voneinander geschieden.

Die Pars respiratoria von *Chelonia* erweitert sich in ihrem vordersten Teile, in den der Einföhrungsgang (Taf. 9 Fig. 51 *eg*) mündet, nach oben hinten und unten vorn und bildet so die „obere“ und „untere Tasche“ GEGENBAUR's. Ich will sie bestimmter als Recessus inferior (Taf. 9 Fig. 49—51 *rec. i*) und superior (Taf. 9 Fig. 50 *rec. s*) bezeichnen, eine Benennung, die anscheinend, nach den Buchstabenzeichen in seinen Figuren, auch GEGENBAUR vorgeschwebt hat. Während diese beiden mit hohem Cylinderepithel ausgekleideten Recessus lateral gegen einen in der Verbindungslinie des Einföhrungsganges und des Ductus nasopharyngeus liegenden, durch sein Plattenepithel gekennzeichneten Bezirk durch gleich zu besprechende Faltenbildungen abgegrenzt sind, fließen sie auf der medialen Seite, am Septum, zusammen. Von hier aus geht am Septum her nach hinten ein ebenfalls mit Cylinderepithel austapezierter dritter, hauptsächlich senkrecht ausgedehnter Raum, Recessus medialis, der lateral durch eine parallel dem Septum verlaufende, zwischen Nasenhöhlenboden und Dach sich erhebende Bindegewebsmembran (Taf. 9 Fig. 50 *bm*) gegen den Recessus superior, den Ductus nasopharyngeus und hinten auch gegen die Pars olfactoria abgesperrt ist; vor letzterer wendet sich diese Falte (die laterale, mit Cylinderepithel bekleidete Wand des Recessus medialis) medialwärts zum Septum, wodurch der Recessus medialis nach hinten verschlossen ist. Der Recessus superior liegt in einer leichten Einbuchtung der Knorpelwandung (Taf. 3 Fig. 19, 20; Taf. 12 Fig. 69, 70 *rec. s. k*), die hinter ihm eine Leiste medialwärts schiebt, zwischen ihm und die Pars olfactoria. Diese Leiste (Taf. 3 Fig. 19, 20; Taf. 12 Fig. 69, 70 *v. s. k*) wird durch Bindegewebe zu der vollständigen Scheidewand (Taf. 9 Fig. 49 *v. s*, eben noch angeschnitten) ergänzt, die zwischen der lateralen Wand der Nasenhöhle und der den Recessus medialis lateral abschließenden Gewebefalte ausgespannt ist und Recessus superior und Pars olfactoria trennt. Unten ist diese Scheidewand durch den Ductus nasopharyngeus eingeschnitten; sie



geht zugleich nach hinten in die horizontale Querleiste (Taf. 9 Fig. 49 *l. gf*) ein, die den Ductus nasopharyngeus in seiner hinteren Hälfte lateral von der inneren Riechhöhle trennt.

In dieser Querleiste von *Chelonia* haben wir jedenfalls ein Homologon der lateralen Grenzfalte von *Chelydra*, *Emys* und *Testudo* zu sehen. Sie trennt bei *Chelonia* die Pars olfactoria von dem vorderen Teil des Ductus nasopharyngeus, der sich wohl dem hinteren unteren Teile der Pars respiratoria der Nasenhöhle von *Chelydra* gleichsetzen läßt, aber wegen seiner röhrenförmigen Ausgestaltung und seiner Bekleidung mit Plattenepithel eher zum Ductus nasopharyngeus gerechnet werden kann, mit dem ihn übrigens auch GEGENBAUR vereinigt. Wie bei *Chelydra* der hintere Teil der lateralen Grenzfalte, der untere Rand des Muschelwulstes, durch den Knorpel dieses gestützt wird, so legt sich hier in die laterale Grenzfalte eine Knorpelleiste, auf die wir noch näher zu sprechen kommen werden. — Eine mediale Grenzfalte unter der Pars olfactoria ist nur sehr schwach angedeutet. Der Ursprung beider Falten aus der vertikalen Scheidewand erklärt uns das Zustandekommen dieser selbst. Bei *Chelydra* sahen wir bereits, daß die beiden Grenzfalten, die z. B. bei *Emys* in der oberen Peripherie der Mündung des Einführungsganges beginnen, erst weiter hinten ansetzen und im Dache des Nasenlumens miteinander in Verbindung stehen. Denken wir uns dieses bei *Chelydra* niedrige Verbindungsstück beider Falten nach unten ausgewachsen, so haben wir die Scheidewand von *Chelonia*, von deren unterem Rande beide Grenzfalten entspringen.

Eine Abgrenzung des mit Cyliinderepithel bekleideten Recessus superior bei *Chelonia* gegen den darunterliegenden Plattenepithelbezirk (s. S. 138) in der Pars respiratoria ist an der lateralen Wand bemerkbar in Gestalt einer „lateral entspringenden queren Falte, in welche auch der Ethmoidalknorpel eingeht“ (GEGENBAUR, 1873, p. 3). Letzteres bezieht sich auf das untere Ende der vertikalen Knorpelleiste zwischen Riechhöhle und Recessus superior an der lateralen Wand, das nach vorn umgebogen ist und horizontal verläuft und so eine Stütze für die größere häutige Falte bildet. Der Recessus inferior (Taf. 9 Fig. 51 *rec. i*) ist in den unteren Teil der vorderen Nasenkapsel hineingeböhrt. Der hintere Teil des Recessus ist nach oben auf der lateralen Seitenwand durch eine fast horizontale Leiste abgegrenzt, die aber nur häutig ausgebildet ist (s. GEGENBAUR, 1873). Medialwärts ist der Recessus inferior in das knorpelige Septum nasi eingebuchtet, wo hier ein interseptales Fenster auftritt (Taf. 3 Fig. 19;

Taf. 12 Fig. 70 *fe. s. n*); es ist häutig geschlossen. In diesem Bezirke, wo der ganze Vorraum vor der Pars olfactoria seinen größten Vertikaldurchmesser erreicht, erhebt sich von unten und medialwärts her die häutige Falte (Taf. 9 Fig. 50 *bm*), die im ganzen parallel mit dem Septum nach hinten zu geht und zwischen sich und diesem einen hohen, schmalen, mit Cyliinderepithel ausgekleideten Raum, den Recessus medialis, einschließt. Diese sagittal gestellte Membran trifft, caudalwärts ziehend, wie schon gesagt, auf die senkrechte quere Falte, die Pars olfactoria und Recessus superior trennt (Taf. 9 Fig. 49 *cs*), und erreicht in dieser Gegend erst das Dach der Nasenkapsel. Vorher kommuniziert über dieser Scheidewand, wo sie mit dem vorderen Teile der horizontalen Querwand zwischen dem Ductus nasopharyngeus und der Riechhöhle in Verbindung steht, der Recessus medialis mit dem Recessus superior, so daß die Lumina dieser beiden (im Querschnitte Taf. 9 Fig. 50) im rechten Winkel ineinander übergehen. Dann werden beide durch die höher werdende senkrechte Falte getrennt. Der Recessus superior endet hier vor der Pars olfactoria blind und etwas weiter hinten, medial von dem vorderen Teile der Pars olfactoria (Taf. 9 Fig. 49 links) der Recessus medialis.

In der Pars respiratoria von *Chelonia* ist das Sinnesepithel im wesentlichen auf die Recessus beschränkt. An der medialen Wand gehen die Sinnesepithelien des Recessus inferior, superior und medialis ineinander über (Taf. 9 Fig. 50, 51). Außerdem findet sich solches Epithel auch im Boden der Pars respiratoria, als hintere Fortsetzung des Sinnesepithels im Boden des Recessus inferior (Taf. 9 Fig. 49). Es liegt mehr auf der medialen Seite und reicht auch etwas in den vordersten Teil des Ductus nasopharyngeus unter der Pars olfactoria. Deshalb braucht man aber die Bezeichnung Ductus nasopharyngeus für diesen Teil nicht zu verwerfen; denn bei *Chelydra* erstreckt sich Sinnesepithel bis tief in den typischen Ductus nasopharyngeus hinein. Dieser Sinnesepithelbezirk bei *Chelonia* ist auf den Seiten durch niedrige Falten gegen das Plattenepithel der sagittalen Membran und der lateralen Wand abgegrenzt, ebenso wie das des Recessus superior auf der lateralen Wand nach unten zu begrenzt ist.

Falls bei *Chelonia* ein JACOBSON'Sches Organ vorhanden ist, so muß man es wohl in diesen Sinnesepithelbezirken, die hauptsächlich auf der medialen Seite der Nasenhöhle ausgebildet sind, suchen; entweder gehören dann, wenn man die Ausdehnung dieses Organs (nach

SEYDEL) bei *Testudo*, *Emys* und *Chelydra* bedenkt, alle diese Bezirke zum JACOBSON'schen Organe <sup>1)</sup>, oder es liegt ein solches Organ vielleicht nur in dem Recessus medialis vor, wegen seiner Lage und wegen seiner Gestalt; er zeigt Beziehungen zur Pars (Cartilago) paraseptalis (s. S. 147, Anm.), aus der nach SEYDEL (1896, p. 460—465) der JACOBSON'sche Knorpel der Säuger entsteht.

Unter der vertikalen Querwand, die Pars olfactoria und Recessus superior trennt, beginnt der Ductus nasopharyngeus, der sich von hier aus langsam zur Mundhöhle neigt und durch die bei *Cheloniden* weit rückwärts gelegenen inneren Nasenöffnungen in sie einmündet. Der blind endende Recessus, den *Chelydra* und andere Formen (vgl. S. 136) hier aufweisen, fehlt bei *Chelonia* völlig. In den Ductus nasopharyngeus mündet von oben durch eine ziemlich weite Öffnung die „innere Riechgrube“ GEGENBAUR's, die Pars olfactoria (Taf. 9 Fig. 47—49 *p. olf*); sie ist von hohem Riechepithel ausgekleidet, in dem, wie auch charakteristisch für die Pars olfactoria von *Chelydra*, *Emys* und *Testudo* zahlreiche BOWMAN'sche Drüsen auftreten. Begrenzt wird die Pars olfactoria nach vorn durch die schon mehrfach genannte vertikale Querwand (Taf. 9 Fig. 49 *vs*), nach außen durch die Paries nasi, nach innen durch das Septum und weiter vorn durch die sich davon abhebende laterale Wand des Recessus medialis, nach hinten durch die Vertikalplatten der Praefrontalia und das Planum antorbitale, nach oben durch das Tectum nasi und nach unten durch eine horizontale Querwand, die aber auf große Erstreckung hin durch die Kommunikation mit dem Ductus nasopharyngeus unterbrochen ist. Letztere Querwand wird in der Hauptsache durch die laterale Grenzfalte gebildet, die unter dem hintersten Teile der Pars olfactoria die schwach ausgeprägte mediale Grenzfalte erreicht. Die Knorpelleiste der lateralen Grenzfalte verschmilzt dabei mit der Cartilago paraseptalis (s. S. 147, Anm.), so daß der hinterste Teil des Ductus nasopharyngeus von *Chelonia* ein einheitliches knorpeliges Dach (Taf. 9 Fig. 47 *h. k*) hat.

Ein dem Muschelwulst von *Chelydra* analoges Gebilde fehlt in der Pars olfactoria von *Chelonia*; die laterale, von Knorpel gestützte Grenzfalte schließt die Pars olfactoria unten seitlich ab, ist aber

1) Dies meint wohl auch SEYDEL (1899, p. 499) mit seiner Bemerkung: „Bei Thalassiten bildet das JACOBSON'sche Organ einen nach oben und unten entfalteten Recessus der Nasenhöhle, welcher nach vorn und unten von der Pars olfactoria liegt und von letzterer durch einen stark entwickelten faltenartigen Vorsprung der Wand abgegrenzt wird.“



auch auf ihrer dem Lumen der Pars olfactoria zugekehrten Seite nicht von Riechschleimhaut bedeckt.

Was die großen Nasendrüsen anlangt, so fehlt bei *Chelonia* die Glandula nasalis externa vollständig, wie schon HOFFMANN (1890, p. 222 „obere Nasendrüse“) bemerkt. Wenn er dagegen von einer stark entwickelten „unteren Nasendrüse“ (= Glandula nasalis medialis) spricht und sie abbildet, so dürfte das auf einem Irrtum beruhen. Ich finde bei *Chelonia midas* an den in Frage kommenden Stellen, namentlich in der Nische (Taf. 9 Fig. 48, 49 ni) zwischen Septum und Pars (Cartilago) paraseptalis (s. S. 147, Anm.), der Gegend, wo bei *Chelydra* und anderen die Glandula nasalis externa liegt, neben Olfactoriusästen nur sehr zahlreiche Gefäße mit Blutkörperchen im Querschnitte, augenscheinlich ein cavernöses Gewebe, das an Stelle der Drüse getreten ist. Andeutungen von cavernösem Gewebe sind überhaupt in der Wandung der *Chelonia*-Nase ziemlich verbreitet, so in der Nachbarschaft des vorderen Teils der lateralen Grenzfalte und der Falte, die den Recessus superior nach unten abgrenzt; es ist vielleicht nicht ohne Interesse, daß sich bei Kaninchen, Meer-schweinchen und Mäusen in der Nachbarschaft des JACOBSON'schen Organs Schwellgewebe findet (vgl. MIHALKOWICS, 1899, p. 72—73).

Betrachtet man nun den Binnenraum der Nase von *Dermochelys*, so zeigen sich zwar Modifikationen gegenüber *Chelonia*, aber man findet denselben Grundplan wieder. Erstere sind durch den Verlauf des Einführungsganges und des Ductus nasopharyngeus bedingt. Eine durch die Mitte der Apertura narium externa und der inneren Nasenöffnung gelegte Achse steht bei *Dermochelys* viel steiler als bei *Chelonia* (vgl. Taf. 3 Fig. 18, 20).

Und aus der Verlagerung der inneren Nasenöffnungen bei *Dermochelys* aus einem ursprünglich *Chelonia*-artigen Zustande, worauf auch der knöcherne Gaumen hinweist (vgl. S. 63 ff.) läßt sich das Verhalten des Lumens der Nase von *Dermochelys* verstehen und auf die Verhältnisse von *Chelonia* zurückführen. Die Ausdehnung der Nasenkapsel von vorn nach hinten ist gegenüber *Chelonia* stark beschränkt, wie sie denn überhaupt im Vergleich mit anderen Reptilien, auch mit *Sphenodon*, ungewöhnlich kurz ist. Der Einführungsgang ist sehr kurz und öffnet sich wie bei *Chelonia* in die Pars respiratoria. Der Recessus inferior der letzteren ist infolge des steilen Abfallens des Bodens der Pars respiratoria in der Linie Apertura narium externa — innere Nasenöffnung, wodurch einem Recessus nach unten der Platz genommen wird, fast ganz in Wegfall ge-

kommen. Nur auf der medialen Seite, am Septum, findet sich noch eine, auch im Knorpel ausgeprägte Ausbuchtung (Taf. 9 Fig. 46 *rec. i'*; vgl. auch Taf. 3 Fig. 17 *rec. i. k'*), da, wo bei *Chelonia* der Recessus nach unten vorn geht, und wie bei *Chelonia* liegt hier beim Embryo, an der Stelle der stärksten medialen Ausdehnung des Recessus inferior ein Fenster im knorpeligen Septum nasi (Taf. 11 Fig. 64 *fe. s. n*). Die Ausbuchtung ist mit Cylinderepithel bekleidet, das in den gleichen Belag des Recessus medialis übergeht. Die sagittal gestellte Scheidewand, die diesen nach der lateralen Seite wie bei *Chelonia* abgrenzt, geht hinten von dem Unterrande der Ausbuchtung, die den Rest des Recessus inferior darstellt, aufwärts. Das fast völlige Fehlen des Recessus inferior von *Dermochelys* gegenüber *Chelonia* bemerkt auch C. K. HOFFMANN (1890, p. 225), indem er angibt, er fände im vorderen Umfange der Nasenhöhle bei *Dermochelys* auf Querschnitten nur „einen Kanal“, während *Chelonia* deren „zwei“ (vgl. Taf. 9 Fig. 51, rechte Seite) aufweise.

Der Recessus superior von *Dermochelys* (Taf. 9 Fig. 45, 46 *rec. s*) ist nach unten auf der lateralen Seite durch eine Falte abgegrenzt, die aber im Gegensatze zu *Chelonia* der knorpeligen Stütze entbehrt (Taf. 9 Fig. 45 links, Fig. 46 rechts). Das Cylinderepithel des Recessus superior geht in das des Recessus medialis über (Taf. 9 Fig. 45).

Pars respiratoria und Pars olfactoria von *Dermochelys* sind wie bei *Chelonia* in dem größeren lateral vom Recessus medialis gelegenen Teile durch eine quere vertikale Scheidewand getrennt, von der eine knorpelig gestützte laterale Grenzfalte und eine schwächer ausgeprägte mediale Grenzfalte nach hinten gehen (Taf. 9 Fig. 44 *m. gf*; *l. gf*). Die laterale Grenzfalte biegt hinten zur medialen herüber, jedoch ist darunter ein vollständiges Dach über dem Ductus nasopharyngeus, ein Boden für den hinteren Teil der Pars olfactoria hier kaum vorhanden, was wohl durch den kurzen Ductus nasopharyngeus bedingt ist. Die Knorpelleiste, die die laterale Grenzfalte stützt, strebt auch medialwärts, aber eine Verbindung mit der Cartilago paraseptalis, die ein Knorpeldach für den Ductus nasopharyngeus bedeuten würde, kommt nicht, höchstens im Planum antorbitale selbst, wenn man so will, zustande.

Die Pars olfactoria von *Dermochelys* steht durch den länglichen Spalt zwischen den beiden Grenzfalten mit dem Ductus nasopharyngeus in Verbindung. Infolge seiner Kürze und Steilheit gelangt man aber, wenn man von der inneren Nasenöffnung aus senk-

recht in die Höhe geht, direkt in die Pars olfactoria (vgl. auch Taf. 3 Fig. 18), während bei Cheloniiden der Ductus nasopharyngeus weiter hinten, von der Pars olfactoria gänzlich getrennt, in die Mundhöhle mündet. — *Dermochelys* hat ebensowenig wie *Chelonia* einen Muschelwulst in der Pars olfactoria; die charakteristischen BOWMAN'schen Drüsen sind wie bei dieser in großer Anzahl vorhanden.

Eigenartig ist bei *Dermochelys* das Epithel, das die nicht von Cylinderepithel überzogenen Teile der Pars respiratoria und einen grossen Teil des Ductus nasopharyngeus bekleidet. Es wurde bereits von HOFFMANN (1890) beschrieben und als „Cylinderpflasterepithel“ bezeichnet. Über einem typischen, mehrschichtigen Pflasterepithel, dessen oberste Lagen fast cuticularen Charakter haben, findet sich noch eine Lage niederen Cylinderepithels. Ich finde aber dieses Epithel bei dem reifen Embryo A nicht in der Ausdehnung, wie es HOFFMANN angibt (Taf. 9 Fig. 44, 45 *cpe*), bei Embryo B fast gar nicht; hier schließt das Epithel mit einer cuticularen Schicht ab. Vielleicht ist das Cylinderepithel hier eine Schicht, die nach dem Ausschlüpfen des Embryos allmählich abgestoßen wird.

Sowohl die Glandula nasalis externa wie medialis fehlen wie bei *Chelonia* auch bei *Dermochelys* (HOFFMANN, 1890 p. 226). Cavernöses Gewebe ist beim reifen Embryo von *Dermochelys* etwa in dem Umfange und in der Lagerung von *Chelonia* im gleichen Stadium vorhanden.

Eigenartig verhält sich die Nasenhöhle der erwachsenen *Dermochelys*. Der ganze Recessus superior und die mediale Nische im Septum, die von einem Recessus inferior allein geblieben ist, sowie überhaupt die ganze Umgebung des Einführungsganges und des Ductus nasopharyngeus sind entgegen dem Verhalten der jungen Tiere mit typisch cavernösem Gewebe <sup>1)</sup> ausgefüllt, das nur ein enges Lumen für Einführungsgang und Ductus nasopharyngeus freiläßt und die außerordentlich engen inneren Nasenöffnungen und Aperturæ narium externæ des Kopfes erklärt, die im Verhältnis zu den großen Öffnungen des Schädels recht auffällig sind, namentlich was die inneren Nasenöffnungen anlangt (Taf. 7 Fig. 36 *i. na.*) <sup>2)</sup> Der Recessus

1) Ein Rest dieses Gewebes ist in Fig. 17 auf Taf. 3 bei *c. g* angedeutet; überall sonst mußte es bei VII wegpräpariert werden.

2) Es ist dabei zu berücksichtigen, daß hier nur die Befunde am



medialis und die Pars olfactoria sind als Hohlräume erhalten, aber ihre Kommunikationen mit den respiratorischen Teilen sind bei Erwachsenen (VII) durch das cavernöse Gewebe so eingengt, daß sie sich mit Sicherheit nicht feststellen ließen. Das cavernöse Gewebe in der Nase von *Dermochelys* bildet jedenfalls einen Verschuß für den olfactorischen Apparat, um ein Eindringen von Wasser beim Tauchen zu verhüten. Dasselbe ist anscheinend bei *Chelonia* dadurch erreicht, daß diese Räume ganz von einer Secretmasse ausgefüllt werden, denn darauf weisen die bröckligen Massen hin, die beim konservierten Kopfe von *Chelonia* diese Räume fast ganz ausfüllen (vgl. a. C. K. HOFFMANN, 1890, p. 223—224); eine Vermehrung des beim jungen Tiere vorhandenen cavernösen Gewebes findet anscheinlich bei *Chelonia* nicht statt.

Die knorplige Nasenkapsel liegt bei *Dermochelys*, *Chelonia* und *Chelydra* in einem auch am knöchernen Schädel gut umgrenzten Raume; nach hinten wird durch die Vertikalplatten der Praefontalia ein Verschuß erreicht, nach oben bei *Chelonia* und *Chelydra* durch die Praefontalia und hauptsächlich durch die Frontalia bei *Dermochelys*; nach den Seiten durch die Praefrontalia und Processus praefrontales der Maxillaria, nach unten durch die Intermaxillaria, die Maxillaria und den Vomer. Nach vorn öffnet sich am knöchernen Schädel die große Apertura narium externa. Die Knorpelkapsel unserer drei Schildkrötenarten gibt im ganzen etwa diesen Hohlraum im knöchernen Schädel als Ausguß wieder; in der ganzen Form ist sie gegenüber der Nasenkapsel von *Lacerta* viel gedrungener und vor allem geschlossener, wie dies ja auch *Emys* und *Testudo* zeigen (SEYDEL, 1896). Der Hohlraum der Kapsel wird durch das Septum nasi in zwei symmetrische Hälften geteilt.

Beim Embryo von *Chelonia* erhebt sich das Septum nasi (Taf. 9 Fig. 47—51; Taf. 12 Fig. 70, 71 *se. n*) etwa in der Gegend der Vertikalplatten (über den Übergang der Orbitalregion in die Ethmoidalregion vgl. S. 127 ff.) zum Tectum nasi und verschmilzt mit seinem etwas verdickten Oberrande (Taf. 9 Fig. 47) kontinuierlich mit diesem (Taf. 12 Fig. 72). Nach vorn zu liegt diese Verbindungslinie mit dem Tectum (*te. n* der Figuren) etwas tiefer als

---

toten, konservierten Tiere wiedergegeben werden. Möglicherweise gestattet das schwellbare cavernöse Gewebe dem lebenden Tiere, die Nares und die inneren Nasenöffnungen nach Belieben zu erweitern oder zu verengen.

die lateralen Partien des Daches, indem sie sich zur Mediane etwas senken (Taf. 12 Fig. 73). Diese Einsenkung wird mit dem Niedrigerwerden der Nasenkapsel nach vorn immer tiefer und trennt schließlich den oberen Teil der knorpeligen Nasenkapsel im Bereiche des Einführungsganges in zwei Hälften (Taf. 12 Fig. 71, 72); an diese legen sich hier Knorpelstreifen an, die aus dem Tectum und der *Paries nasi* (*pa. n* der Figuren) hervorgehen (Taf. 12 Fig. 68, 72). Das Septum nasi hat natürlich dazwischen aufgehört (Taf. 12 Fig. 70, 71, 72). Wohl aber findet es sich in dem ventralen Teile des Vorderendes der Nasenkapsel, das den Recessus inferior beherbergt, und ragt hier nach vorn und stärker noch nach unten als wulstige Verdickung über die Kapsel nach außen heraus (Taf. 9 Fig. 47—50; Taf. 12 Fig. 68, 70, 71 *pnk*). PARKER (1880) hat diese vorspringenden Partien des Septums bei *Chelonia* als „prenasal cartilage“ bezeichnet. Während das Septum in diesem „Pränasalknorpel“ über das Solum nasi nach unten hinausragt, reichen weiter hinten die lateralen Teile des Nasenbodens zusehends tiefer, gegen das Dach der Mundhöhle hin, abwärts und steigen mit ihren medialen Partien zum Unterrande des Septums auf (Taf. 9 Fig. 47—50; Taf. 12 Fig. 69, 71), ein Zustand, wie man ihn auch bei *Emys* und *Testudo* findet (SEYDEL 1896). Während aber das Septum oben mit dem Tectum nasi in stetem Zusammenhang bleibt, ist dies unten am Solum nasi (*so. n* der Figuren) nicht der Fall. Schon im Bereiche des knorpeligen Bodens des Recessus inferior der Pars respiratoria, noch neben dem Pränasalknorpel, wird das Solum durch einen Spalt vom Septum getrennt (Taf. 9 Fig. 50, 51; Taf. 12 Fig. 71 *sp. so*). Der Unterrand des Septums erscheint wulstig verdickt. Etwa in der Mitte des ganzen Bodens der Nasenkapsel erreicht der mediale Rand des Solums den unteren Septalrand wieder, um sich gleich dahinter nochmals und weiter als in dem vorderen Spalt, aber nur auf kurze Erstreckung vom Septum zu entfernen. So entsteht eine Öffnung, das Foramen praepalatium (SEYDEL), durch das ein Teil des Ramus medialis vom Nasenaste des Trigemini sowie eine Arterie austreten (Taf. 9 Fig. 49; Taf. 12 Fig. 69, 70, 71 *f. pp*). Der Nerv schickt einen schwachen Ast nach hinten außen unter dem Solum her, der beim Embryo das Intermaxillare durchsetzt (vgl. S. 61 Anm.); ein stärkerer Ast des Nerven und die Arterie gehen nach vorn in der Rinne (Taf. 9 Fig. 50, 51), die durch den bindegewebig geschlossenen vorderen Spalt zwischen Solum und Septum gebildet wird, und teilen sich darin vorn auf. Der untere Rand des Septums erweitert sich

hinter dem Foramen praepalatinum, wo die medialen Teile des Solums zu ihm aufsteigen, breit plattig, erreicht diese wieder und verschmilzt auf kurze Erstreckung mit ihnen (Taf. 9 Fig. 42; Taf. 12 Fig. 71 *dd*). Dann folgt wieder eine Trennung zwischen Septum und Solum, aber nur durch Grenznaht (Taf. 9 Fig. 47; Taf. 12 Fig. 71 *sp. se*); beide Knorpel bleiben dicht aneinander liegen. Dieses Verhältnis besteht bis hinten zum Planum antorbitale (*pl. ao* der Figuren; s. S. 164 ff.), in das der mediale Teil des Solum nasi hinten übergeht (Taf. 12 Fig. 70, 71), und auch das Planum stößt in derselben Weise an das Septum. Ein eigentlicher Spalt, wie er den medialen Teil des Solums, die Cartilago paraseptalis bei *Lacerta* und in geringerem Maße auch die Pars (Cartilago) paraseptalis bei *Emys* (SEYDEL 1896, Fig. 20 *e*) vom Septum abtrennt, fehlt bei *Chelonia*. Dagegen besteht nach SEYDEL bei *Testudo* (1896 p. 457) eine kontinuierliche Verbindung zwischen Solum und Unterrand des Septums.

1) Ich will bereits an dieser Stelle ein paar Zeilen über die Cartilago paraseptalis sagen, da ich den Begriff im Folgenden häufig gebrauche (vgl. auch S. 151 ff.). Der Terminus Cartilago paraseptalis ist von SPURGAT (1895, p. 560) für Säuger zuerst gebraucht worden. Bei den Reptilien wendet ihn SEYDEL (1896, p. 460) für *Emys* und *Testudo* an, GAUPP (1900, p. 486, 569) für *Lacerta* und SCHAUINSLAND (als „Paraseptalknorpel“) für *Sphenodon*. Bei *Lacerta* und *Sphenodon* bildet die Cartilago paraseptalis eine schmale, neben dem unteren Septalrand liegende Spange, die von dem übrigen Boden der Nasenkapsel durch einen breiten Ausschnitt, den Choanenausschnitt, getrennt wird. Etwas anders liegt die Sache bei *Emys* und *Testudo*, wo die Scheidung der Cartilago paraseptalis von den lateralen Teilen des Bodens, der Cartilago ectochoanalis (GAUPP 1900, p. 486), nur durch einen schwachen Ausschnitt geschieht und die erstere mehr als der mediale Teil des Bodens denn als eine fast selbständige „Cartilago“ wie etwa die Cartilago sphenoethmoidalis erscheint. Ähnliche Verhältnisse weisen auch *Chelydra*, *Chelonia* und *Dermochelys* auf (abgesehen davon, daß beim reifen Embryo der letzteren ein großer, aber schmaler Choanenausschnitt auftritt). Ich möchte deshalb bei diesen Schildkröten (wie auch bei *Emys* und *Testudo*) die mediale Partie des Solum nasi, die am Septum in die Höhe gebogen und von ihm getrennt ist (oder einst getrennt war, vgl. das Solum von *Dermochelys* und *Chelonia*) lieber als Pars paraseptalis (*p. pse* der Figuren) bezeichnen und die der Cartilago ectochoanalis (GAUPP) bei Schildkröten entsprechende Knorpelpartie als Pars ectochoanalis (*p. ech*). Die Homologie der Pars paraseptalis (bzw. ectochoanalis) mit der Cartilago paraseptalis (bzw. ectochoanalis) von *Lacerta* und *Sphenodon* soll damit in keiner Weise in Zweifel gezogen werden. — Die Pars paraseptalis unserer Schildkröten ist in der Nasenkapsel wegen ihrer eigentümlichen Lage zum Septum von besonderer Wichtigkeit (vgl. das Solum S. 154 ff.).



Das Septum nasi des reifen Embryos von *Chelonia* ist in den angegebenen Umrissen eine dünne Knorpelplatte, die nur an einer Stelle im Bereiche des Recessus inferior eine Durchbrechung, die schon genannte, bindegewebig geschlossene Fenestra septi nasi aufweist (Taf. 9 Fig. 51; Taf. 12 Fig. 70 *fe. s. n*). Das Septum wird aber dadurch kompliziert, daß an ihm ein Wulst auftritt, der den hinteren, medial von der vorderen Pars olfactoria liegenden Teil des Recessus medialis am Septum umgreift. An der Stelle, wo die Knorpelleiste, die die bindegewebige, Pars respiratoria und Pars olfactoria voneinander scheidende Falte (s. S. 138) stützt, auf das Septum trifft, zieht, gewissermaßen als ihre Fortsetzung am Septum, ein Knorpelwulst (Taf. 12 Fig. 70 *kw*) über den Recessus medialis nach hinten unten. Er biegt dann um das Hinterende des Recessus medialis und wendet sich unter ihm nach vorn. Dabei hebt er sich vom Septum ab, trifft auf die höchste Stelle am oberen Rande der Pars paraseptalis und verschmilzt mit ihr; die untere Hälfte des Wulstes bildet also eine Brücke zwischen der oberen Pars paraseptalis und dem Septum. — Eine weitere Verwachungsstelle der Pars paraseptalis mit einer Verdickung des Septums<sup>1)</sup> findet sich etwas unter der beschriebenen Verbindung.

Das Septum der erwachsenen *Chelonia* (Taf. 3 Fig. 19 *sc. n*) präsentiert sich im ganzen ebenso wie das des Embryos, welches wir oben beschrieben haben. Nur ist die Leiste über dem Recessus medialis recht schwach entwickelt; auch fehlt wahrscheinlich eine Verwachsung der nach oben vorragenden Kante der Pars paraseptalis mit dem unteren Ende des Wulstes, falls nicht eine geringe Verwachsung hier beim Halbieren des Kopfes zerstört worden ist. — Der untere Rand des Septums ist vom Boden der Nasenkapsel nicht mehr in dem Maße abgesetzt wie beim Embryo. Von dem dort vorhandenen Spalt bleibt deutlich erkennbar nur das Foramen prae-palatium (Taf. 3 Fig. 20 *f. prp*) beim Erwachsenen erhalten; es öffnet sich nach oben in der Nische zwischen Septum und Pars paraseptalis, in der hauptsächlich cavernöses Gewebe liegt.

Ein Vergleich des Septum nasi von *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17; Taf. 8 Fig. 41, 42; Taf. 9 Fig. 43, 44; Taf. 11 Fig. 64, 65 *sc. n*) mit dem von *Chelonia* bringt einige Unterschiede zwischen beiden ans Licht. Einmal fällt der sogenannte Pränasalknorpel bei *Dermochelys* ganz weg,

1) Diese Verdickung des Septums ist in Fig. 49 auf Taf. 9 dargestellt. Die Stelle, wo sie sich mit der Pars paraseptalis verbindet, liegt einen Schnitt (70  $\mu$ ) weiter vorn.

indem das Septum gar nicht über das Solum nach vorn oder unten vorragt. Dann verbindet sich der Boden der Nasenkapsel durchgehends mit dem Unterrande des Septums, abgesehen von einer kleinen Unterbrechung vorn (Taf. 11 Fig. 65 *sp. so*). Eine eigentliche Trennung des Septums und der medialen Teile des Bodenknorpels beginnt erst ziemlich weit hinten vom Foramen praepalatinum ab, unter dem hinteren Teile der Pars olfactoria, und erscheint bei *Dermochelys* als schmaler Spalt (Taf. 8 Fig. 42; Taf. 9 Fig. 43; Taf. 11 Fig. 65 *sp. se*), während sich bei *Chelonia* hier beide Knorpel dicht aneinander legen. Die Knorpelleiste am Septum, die bei *Chelonia* den ganzen hinteren Rand des Recessus medialis umfaßt, ist ganz geschwunden (Taf. 11 Fig. 64). Der Knorpelwulst, der bei *Chelonia* am Dache des Nasenraumes in der Scheidewand zwischen Pars olfactoria und Pars respiratoria auftritt und medialwärts in den Wulst am Septum übergeht, ist beim Embryo von *Dermochelys* nur am Dache entwickelt (Taf. 9 Fig. 44; Taf. 11 Fig. 63, 64 *vs. k*) und geht nicht auf das Septum über. Unten stützt sich der hinten in vertikaler Richtung mehr als bei *Chelonia* ausgedehnte Recessus medialis auf die stark aufgewulstete Unter randpartie des Septums (Taf. 11 Fig. 44), der hier die vordere Pars paraseptalis anliegt.

Im Foramen praepalatinum (Taf. 3 Fig. 17; Taf. 9 Fig. 44 (rechts) Taf. 11 Fig. 65 *f. pr. p*) liegen Gefäße und ein sehr schwacher Nervenast, der außen, soweit ersichtlich, nur nach vorn unter dem Boden der Nasenkapsel herzieht. Daß eine Fenestra septi nasi gleich der der Cheloniiden, nur etwas weiter hinten, vorhanden ist (Taf. 3 Fig. 17; Taf. 11 Fig. 64 *fe. s. n*), wurde erwähnt.

Wesentliche Unterschiede zwischen dem Septum des reifen Embryos und dem der erwachsenen *Dermochelys* bestehen nicht; nur liegt die Fenestra septi nasi noch weiter hinten und etwas höher, so daß die Ähnlichkeit mit *Chelonia* geringer wird als beim Embryo.

Werfen wir noch einen kurzen Blick auf das Septum nasi bei *Chelydra*, so zeigt sich, daß es in mancher Hinsicht von *Chelonia* und *Dermochelys* abweicht. So ist das Septum beim Embryo (Taf. 9 Fig. 52, 53; Taf. 12 Fig. 73, 74, 77 *se. n*) und bei der halberwachsenen *Chelydra* (Taf. 3 Fig. 21 *se. n*) *Dermochelys* und *Chelonia* gegenüber im ganzen relativ niedriger. Vor dem Olfactoriuseintritt — Cartilagines sphenoethmoidales fehlen, wie erwähnt, bei *Chelydra* ganz — verschmilzt der Oberrand des Septums mit dem bereits zu ihm abwärts geneigten medianen Bezirken des Tectum nasi. Die Einsenkung des Daches vertieft sich am Vorderrande des Septums stark, schneidet dieses

gewissermaßen ab und geht in den Spalt über, der die paarigen Vorderteile der Nasenkapsel, die die Einführungsgänge umgeben, trennt (Taf. 12 Fig. 74).

Vorn reicht bei *Chelydra* das Septum tiefer als der Boden nach unten und bildet so einen „Pränasalknorpel“ fast wie bei *Chelonia* (Taf. 12 Fig. 73, 75, 77 *prnk*). Dahinter aber bilden Teile des Solums von beiden Seiten her (von unten gesehen) eine immer tiefer werdende Rinne (Taf. 9 Fig. 52, 53; Taf. 12 Fig. 73) wie bei *Dermochelys* und *Chelonia*.

Die Verbindung des Bodens mit dem Septum ist bei *Chelydra* in der vorderen Hälfte, die nach hinten bis zum Foramen praepalatinum reicht, kontinuierlich. Durch letzteres (Taf. 3 Fig. 21; Taf. 12 Fig. 73, 76, 77 *f. prp*) treten wieder der Ast des Trigemini und eine Arterie; beide geben nach vorn Äste ab, die in einer Rinne des Intermaxillares verlaufen, und ebenso schicken sie Äste nach hinten, wo sie durch das Foramen incisivum (SIEBENROCK, Foramen praepalatinum im knöchernen Gaumen, SEYDEL; Taf. 3 Fig. 22 *f. inc*) in das Gewebe des Munddaches gelangen. Hinter dem Foramen praepalatinum der Knorpelkapsel sind Solum und Septum auf eine kurze Strecke vereinigt (Taf. 12 Fig. 73 *dd*), dann aber bleibt das Solum durch einen Spalt vom Septum getrennt (Taf. 9 Fig. 52; Taf. 12 Fig. 73 *sp. sc*) ebenso wie das ganze Planum antorbitale (vgl. S. 165), ähnlich wie *Emys* (SEYDEL, 1896). — Eine Fenestra septi nasi fehlt *Chelydra*.

Am Septum findet sich als Stütze der medialen Grenzfalte eine Knorpelleiste (Taf. 3 Fig. 21; Taf. 12 Fig. 77 *kl*). Sie beginnt wie diese vorn oben aus einer schwachen Knorpelverdickung über der Verbindungsfalte von lateraler und medialer Grenzfalte im Dache und zieht anfangs sehr niedrig nach hinten unten. Rasch erweitert sich diese Leiste zu einem im Querschnitte schirmartigen Vorsprunge, unter dem die Glandula nasalis medialis zu liegen kommt. Der Vorsprung biegt, um ein geringes verschmälert, nach unten um, so daß schließlich eine kleine, fast vertikale Querwand entsteht (Taf. 3 Fig. 21; Taf. 9 Fig. 53; Taf. 12 Fig. 76, 77 *kl'*), und verschmilzt mit dem Boden. Der umgebogene Teil der Leiste ist durchbohrt (*bb* in den zitierten Figuren), und durch die Öffnung treten der Ausführungsgang der Glandula nasalis medialis und eine Arterie. Gleich hinter und unter dieser Öffnung trifft man auf das Foramen praepalatinum<sup>1</sup>); das

1) Die Öffnung in dem vertikalen Teil der Leiste könnte vielleicht der vorderen oberen Öffnung des Canalis praepalatinus SEYDEL's bei *Emys* entsprechen (SEYDEL 1896, p. 455). Von den drei Öffnungen dieses



Gefäß tritt durch dieses zusammen mit dem von hinten am Septum herabkommenden medialen Ast des Trigeminus-Nasenastes aus, der Drüsenschlauch endet darüber.

Der umgebogene Teil der Leiste wird außerdem in seiner oberen lateralen Ecke von einem feinen Nervenaste durchzogen (Taf. 9 Fig. 53; Taf. 12 Fig. 76 *u*).

Das Solum nasi, das auf der medialen Seite in Beziehungen zum Unterrande des Septums steht, geht lateral immer kontinuierlich in die Seitenwand der Nasenkapsel über. Eine Fläche, auf die die Bezeichnung „Boden“ paßt, existiert eigentlich nur im vordersten Teile. Bei der jungen *Chelonia* (Taf. 9 Fig. 47—51; Taf. 12 Fig. 68 bis 71), von der hier wieder zunächst die Rede sein soll, ist das Solum nasi vorn durch den Pränasalknorpel in eine linke und rechte Hälfte getrennt. Nach hinten zeigt der Boden medial eine immer tiefer werdende Rinne, indem die lateralen Partien die nach unten ziehenden Ductus nasopharyngei ventral umfassen und dadurch erheblich weiter nach unten gelangen als der untere Rand des Septums (Taf. 9 Fig. 47, 48). Die nach außen gelegenen Partien des Solums erscheinen dadurch mehr als ventralwärts umgebogene Teile der Parietes, während die medial gelegenen Teile zum hinteren Septalrand in die Höhe ziehen. Die Verbindungsweise der Pars paraseptalis mit dem Septum kennen wir bereits (s. S. 146). Hinter dem Recessus medialis entfernt sich die parallel zum Septum in die Höhe ragende Pars paraseptalis mehr von diesem, wodurch zwischen beiden eine Nische (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 69 *ni*) entsteht, deren Boden der plattig verbreiterte untere Septumrand bildet; sie beherbergt cavernöses Gewebe und Nervenäste. Diese Nische wird nach hinten zusehends niedriger, und vor dem Planum antorbitale trifft die von der Paries medial vorspringende Knorpelleiste (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 69, 72 *ml*), die die laterale Grenzfalte stützt, auf den Oberrand der Pars paraseptalis; so wird unter dem hinteren Teile der Pars olfactoria ein vollständiges knorpeliges Dach für den Ductus nasopharyngeus (Taf. 9 Fig. 47; Taf. 12 Fig. 72 *h, k*) erreicht,

---

Kanals sind hier nur zwei, die soeben beschriebene und das Foramen praepalatinum, vorhanden. Von einer hinteren oberen Öffnung und von einem eigentlichen Kanale aber fehlt jede Spur, da der mediale Rand des Solums nicht so stark am Septum aufgebogen ist, als daß er sich, wie bei *Emys*, über dem Foramen praepalatinum mit dem Septum und der Leiste vereinigen könnte; diese Vereinigung erfolgt bei *Chelydra* bereits im Niveau des Foramen praepalatinum mit dem Unterrande des Septums.

das nach hinten mit dem Planum antorbitale verschmilzt. Die Pars paraseptalis ist im Bereiche der Nische von einem Foramen durchbrochen (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 69 *z*), durch das Gefäße und ein Ast des Ramus medialis vom Nasenaste des Trigemini nach unten und lateral in das den Ductus nasopharyngeus umgebende Gewebe ziehen. Über diesem findet sich noch ein zweites, sehr kleines Foramen (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 69 *w*), für einen feinen Nervenast(?).

In das Solum unter dem Ductus nasopharyngeus ist von hinten eine schwache Einbuchtung ausgeschnitten, durch die hier die laterale Partie des Bodens von der medial gelegenen Pars paraseptalis getrennt wird und die nach SEYDEL (1896) als Choanenausschnitt zu bezeichnen wäre (Taf. 12 Fig. 71 *cha*).

PARKER (1880, p. 43, tab. 12 fig. 9, 9a, 9b) bildet am Boden des Ductus nasopharyngeus von *Chelonia* eine eigenartige kleine Knorpelsponge ab, die er als „ethmopalatine“ bezeichnet: „It becomes, by ossification, the true palatine bone in bony fishes“ (1880, p. 43), und es handelt sich nach ihm um einen seitwärts verschobenen Teil der Trabekel (vgl. auch PARKER u. BETTANY, 1879, p. 49 und p. 56, und GAUPP, 1905b, p. 789).

Ich finde bei *Chelonia* (beim Embryo) an dieser Stelle nur auf der rechten Seite ein winziges separates Knorpelstückchen unter dem Nasenkapselboden (Taf. 12 Fig. 68, 71 *kk*).

Unterschiede in der Art der Verbindung des Solums mit dem Septum zwischen der erwachsenen *Chelonia* und dem reifen Embryo haben wir bereits kennen gelernt (s. S. 148).

Beim *Dermochelys*-Embryo haben wir gesehen, daß das Solum vorn wesentlich mehr mit dem Septum verbunden ist als bei *Chelonia*. Auffallend ist hier die Lostrennung des hinteren Teiles der Pars paraseptalis, wo sich bei *Chelonia* die Knorpelränder dicht aneinander legen. Letzteres ist bei *Dermochelys* nur ganz hinten, vor dem Planum antorbitale auf eine kurze Erstreckung hin der Fall. Hinten ist die Pars paraseptalis bei A eingeschnitten, so daß im Querschnitte zwei übereinanderliegende Knorpelstücke erscheinen (Taf. 9 Fig. 43 *p. pse'*). In der Seitenansicht (Taf. 11 Fig. 62, 64 *p. pse'*) wird das untere noch hinter dem Planum antorbitale sichtbar; das obere endigt weiter vorn. Auffallenderweise geht bei B ein ähnliches oberes Stück, das jedoch nicht nach hinten vorspringt, aus dem Planum antorbitale hervor (Taf. 8 Fig. 42, links *p. pse''*), verschmilzt aber auch mit der unteren Cartilago paraseptalis, löst sich

dann von dieser und dem medialen Rand des Planums los und endigt frei, als ein nach vorn in die Pars olfactoria vorspringender kurzer Knorpelfortsatz (Taf. 8 Fig. 42, rechts *p. pse''*).

Im vorderen Teil des Bodens findet sich jederseits eine Öffnung (Taf. 11 Fig. 65 *sp. so'*). Seitlich von dieser, also auch im vorderen Teil der Nasenkapsel, in der Höhe der Fenestra septi nasi, beginnt jederseits ein Spalt im Boden des Ductus nasopharyngeus (Taf. 9 Fig. 44—46; Taf. 11 Fig. 65 *cha*), der bis zum Hinterrande durchgeht, und so wird eine viel weitergehende Teilung der Hälften des Bodens in einen medialen und lateralen Teil erreicht als durch die ihm homologe Ausbuchtung, den schwachen Choanenausschnitt, bei *Chelonia*. *Dermochelys* zeigt darin ein ähnliches Verhalten wie *Emys* und *Chrysemys* (SEYDEL, 1896) während *Testudo* (und *Chelydra*) sich näher an *Chelonia* anschließen, und erstere nehmen darin eine Mittelstellung zwischen diesen und *Lacerta* ein, bei der durch eine mächtige Erweiterung dieses Spaltes der größte Teil des hinteren Solums fehlt.

Das Verhalten der Pars paraseptalis ist bei *Chelonia* und *Dermochelys* ganz ähnlich. Es findet sich bei *Dermochelys* A zwischen ihr und dem Septum eine ebensolche Nische (Taf. 9 Fig. 44; Taf. 11 Fig. 64 *ni*) wie bei *Chelonia* und in deren lateraler Wand ein größerer, nach hinten offener Spalt (*z'*), der vielleicht dem unteren Foramen in der Pars paraseptalis von *Chelonia* (Taf. 12 Fig. 69 *z*) entspricht; über und vor diesem Spalte liegt ein kleines, bindegewebig geschlossenes Foramen (Taf. 11 Fig. 64 *w'*). Bei B findet sich nur auf der linken Seite über dem Foramen parapalatinum eine bindegewebig geschlossene Lücke in der Pars paraseptalis. — Das Foramen prae-palatinum (Taf. 9 Fig. 44; Taf. 11 Fig. 65 *f. prp*) öffnet sich am vorderen Ende des Spaltes, der die hintere Partie der Pars paraseptalis vom Septum trennt.

Eine Verbindung des hintersten Teiles der Pars paraseptalis mit der in der lateralen Grenzfalte liegenden Knorpelleiste der Paries fehlt, und so kommt bei *Dermochelys* kein geschlossenes Knorpeldach für den Ductus nasopharyngeus zustande, sondern er kommuniziert seiner allerdings im Verhältnis zu *Chelonia* nicht sehr beträchtlichen Länge nach durch einen Spalt mit der Pars olfactoria. Mit ihrem hintersten Ende läuft die Pars paraseptalis zwischen Planum antorbitale und Septum aus; sie verschmilzt an dieser Stelle mit ersterem nur ganz wenig bei B, nicht aber bei A (s. S. 152); von dem Septum bleibt sie hier getrennt, liegt ihm aber dicht an.



An der hinteren Pars ectochoanalis von *Dermochelys* zeigen sich auffallende Knorpelteile. Der untere, lateral vom Ductus nasopharyngeus gelegene Hinterrand dieses Teils des Bodens schickt bei dem reifen *Dermochelys*-Embryo B einen kurzen Fortsatz nach hinten, der sich gabelt (Taf. 11 Fig. 66 *pr. m. p.*). Der mediale kleinere Teilfortsatz liegt am Innenrande des Maxillares (im Choanenausschnitt am macerierten Schädel), der laterale längere Fortsatz aber stützt sich auf das Maxillare oben auf. Bei A (Taf. 8 Fig. 41; Taf. 11 Fig. 62, 63, 65 *pr. m. p.*) finden wir diesen letzteren Fortsatz beiderseits von der Nasenkapsel isoliert; er ist hier an der rechten Seite beträchtlich größer als links. Der mediale Fortsatz dagegen ist sehr kurz, aber mit der Pars ectochoanalis in kontinuierlicher Verbindung.

Der ganzen Lage und Form nach dürfte dieses Gebilde bei *Dermochelys* dem Processus maxillaris posterior von *Lacerta* (GAUPP, 1900, p. 483 u. 574; 1905b, p. 765) und von *Sphenodon* (SCHAUINSLAND, 1900, p. 808, 818; HOWES u. SWINNERTON, 1901, p. 40, tab. 3 u. 4 „extranasal process 4“) homolog sein; bei A befindet sich der Processus maxillaris posterior in Auflösung und Rückbildung. Diese Knorpelstückchen wären demnach eine Abgliederung der Nasenkapsel und nicht homolog dem oben bei *Chelonia* erwähnten „Ethmopalatinknorpel“, der ja nach PARKER aus den Trabekeln hervorgehen soll, wogegen übrigens auch die doch ziemlich verschiedene Lage spricht, wenn sich auch eine Beziehung dieser Knorpel zueinander bei dem wenigen, was darüber bei Schildkröten bekannt ist, noch nicht mit absoluter Gewißheit leugnen läßt.

Das Solum der erwachsenen *Dermochelys* zeigt wesentlich dasselbe wie das des Embryos. Hervorzuheben wäre aber, daß der Spaltraum zwischen Pars paraseptalis und Pars ectochoanalis, der Choanenausschnitt, bei den Erwachsenen nur als ein kurzer, hinten erweiterter Einschnitt vorhanden ist.

Über das Solum der Nasenkapsel von *Chelydra* ist nichts wesentliches mehr mitzuteilen; die Hauptsachen wurden bereits erwähnt. Hingewiesen sei nochmals auf den vom Septum losgelösten hinteren Teil der Nasenkapsel (Pars paraseptalis und Planum antorbitale) sowie auf den schwachen Choanenausschnitt, ähnlich *Emys*. Außer dem Foramen praepalatinum finden sich im Bereiche des Solum nasi von *Chelydra* keine Foramina. Die Befunde am halberwachsenen Tier decken sich mit denen am reifen Embryo.

Die Bezeichnung Cartilago paraseptalis wird bei *Lacerta*

(GAUPP, 1900), bei Emyden (SEYDEL, 1896) und bei *Sphenodon* („Paraseptalknorpel“ SCHAUINSLAND, 1900) für einen sowohl vom Septum wie von den lateralen Bodenteilen durch den Choanenausschnitt getrennten Knorpelstreif gebraucht, der zum Unterrande des Septums aufsteigt, sich (bei *Lacerta*) an ihm in die Höhe schiebt, bis er selbst fast vertikal steht und sogar mit ihm verschmelzen kann (vgl. GAUPP, 1900, p. 562). Daß die Cartilago paraseptalis den medialen Teil eines ursprünglich einheitlichen Bodens darstellt, darüber sind sich alle Autoren einig. — Für die von mir untersuchten Schildkröten wie auch *Testudo* und *Emys* gebrauche ich aus dem schon angeführten Grunde (S. 147 Anm.) für die der Cartilago paraseptalis homologen Knorpelteile den Terminus „Pars paraseptalis“.

Bei den von mir untersuchten Schildkröten findet sich eine nach beiden Seiten freie Pars paraseptalis eigentlich nur bei *Dermochelys*. Der Spalt zwischen Septum und Cartilago paraseptalis reicht bis zum Foramen praepalatinum; die Pars paraseptalis liegt aber dem Unterrande des Septums ziemlich nahe an. Der Choanenausschnitt bei *Dermochelys* reicht beträchtlich weiter nach vorn als der die Pars paraseptalis medial scheidende Spalt. Daß aber auch weiter vorn bei *Dermochelys* noch Teile der Pars paraseptalis gelegen haben, die mit dem verbreiterten Septalrand verwachsen sind, dafür sprechen vertikal stehende Knorpelleisten auf der dicken medialen Bodenplatte vor dem Foramen praepalatinum, die sich vorn etwas von letzterer abheben (Taf. 9 Fig. 45; Taf. 11 Fig. 64 *p. pse*). Wahrscheinlich ist auch der kleine paarige Spalt im Boden (Taf. 11 Fig. 65 *sp. so*) der Nasenkapsel, in gleicher Breite wie das Vorderende des Choanenausschnitts von *Dermochelys* mit einem früheren, eine Pars paraseptalis medial abtrennenden Spalt in Verbindung zu setzen; er ist wie ein solcher durch Bindegewebe verschlossen und so mit dem vorn sehr verbreiterten Septalrande verbunden.

Bei *Chelydra* ist der Choanenausschnitt sehr flach (Taf. 12 Fig. 73 *cha*), aber dennoch zögere ich nicht, die vom Septum bis fast an das Foramen praepalatinum durch einen Spalt abgegrenzte und neben ihm parallel ansteigende Knorpelpartie als Pars paraseptalis anzusprechen. Der Mangel einer lateralen Abgrenzung der Pars paraseptalis kann an dieser Homologie nichts ändern.

Dasselbe gilt für *Chelonia*. Hier fehlt ein die Pars paraseptalis lateral abgrenzender Choanenausschnitt beinahe ganz (Taf. 12 Fig. 71 *cha*), und der mediale Teil des Solums liegt bis zum Foramen praepalatinum dem Septum dicht an, ist aber durch eine feine Naht deutlich von

dem verdickten Septalrand abgesetzt (vgl. S. 147) und steigt vertikal neben dem Septum in die Höhe. Außerdem erstreckt sich die Pars paraseptalis auch vor das Foramen praepalatinum, durch einen weit nach vorn gehenden Spalt (Taf. 12 Fig. 71 *sp. so*) abgegrenzt.

Während *Emys* und *Chrysemys* ähnliche Verhältnisse wie *Chelydra* zeigen, ist bei *Testudo* nach SEYDEL der ganze hintere Teil der Nasenkapsel mit dem Septum kontinuierlich verwachsen (SEYDEL, 1896, p. 457 ff.). Dieses Verhalten braucht nicht primitiv zu sein, wie SEYDEL im Hinblick auf *Salamandra* annimmt (1896, p. 459), sondern es könnte auch sekundär eine Verwachsung zustande gekommen sein, von einem Zustande ähnlich dem von *Chelonia* her. Nach dem Auftreten einer Cartilago paraseptalis, vor allem auch bei *Sphenodon*, scheint eher die Abtrennung des Bodens vom Septum nasi für die Reptilien primitiv zu sein und nicht die Verbindung beider. — Hinweisen möchte ich hier nochmals auf die Lagebeziehungen der Pars paraseptalis zum Recessus medialis (vgl. Taf. 9 Fig. 44, 45, 49), der vielleicht ein JACOBSON'sches Organ darstellt.

Die Paries nasi ist bei dem reifen Embryo von *Chelonia* fast vollständig geschlossen. Ihr vorderer Teil ist durch den schrägen Spalt eingeschnitten, der den unteren Teil der Nasenkapsel mit dem Recessus inferior von dem oberen Teile mit der vorderen Ausmündung des Einführungsganges scheidet (Taf. 9 Fig. 51; Taf. 12 Fig. 68 bis 71 *s. s.*). Für den Recessus inferior bildet die Paries darunter eine geschlossene Seitenwand, die in die abgerundete vordere Endfläche des unteren Teiles übergeht. Darüber geht aus der einheitlichen Paries eine breite unregelmäßig begrenzte Spange nach vorn und dann nach unten; sie umrandet den erwähnten schrägen Spalt oben und vorn. Anfangs läuft sie seitlich am Einführungsgang her, biegt aber bald ventral unter ihm herum und vereinigt sich auf der medialen Seite vor dem Einführungsgang mit einer dorsalen, dem Tectum entspringenden, über und medial vom Einführungsgang gelegenen breiten Spange (Taf. 12 Fig. 68—72). Der ventral vom Einführungsgang gelegene Teil ist durch eine dünne, kleine Knorpelspange mit dem oberen Teile der den Recessus inferior einschließenden Kuppel verbunden (Taf. 12 Fig. 69, 71 *pp*). — Durch die beschriebenen Spangen wird eine nach oben vorn und seitlich außen offene Grube umschlossen, in die der Einführungsgang von außen her eintritt (Taf. 12 Fig. 68, 72 *fc. na*). Die Öffnung der Grube ist nach GAUPP als Fenestra narina zu bezeichnen.

Auf der Innenseite der Paries, aber auch zugleich dem Tectum



angehörig, springt die knorplige Leiste vor, die Recessus superior und Pars olfactoria oben und lateral voneinander trennt (Taf. 12 Fig. 69 v. s. *k*); eine völlige Trennung erreicht die von diesem Knorpel gestützte bindegewebige vertikale Querwand. Die Knorpelleiste hat ihre größte Höhe oben, zwischen Tectum und Paries, und wird nach unten immer niedriger, biegt schließlich nach vorn um, streicht fast horizontal verlaufend, an der Paries aus und stützt hier eine Querfalte, die an der lateralen Seite den Recessus superior nach unten begrenzt (s. S. 139). Die Knorpelleiste reicht am Tectum noch bis zum Septum, und an dieser Stelle entspringt am Septum der Längswulst, der über dem Recessus medialis nach hinten zieht (Taf. 12 Fig. 70 *kw*).

Hinten, im Bereiche der Pars olfactoria, springt an der Paries nasi eine horizontale Leiste nach innen vor (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 69, 72 *ml*), die eine Grenze zwischen dem Ductus nasopharyngeus und der Pars olfactoria festlegt und die, unter der vertikalen Querleiste, da, wo diese nach vorn umbiegt, ausläuft. Sie stützt die beschriebene laterale Grenzfalte und erreicht hinten, unter der Pars olfactoria, die Pars paraseptalis und bildet mit ihr auf kurze Erstreckung das Dach für den Ductus nasopharyngeus (Taf. 9 Fig. 47; Taf. 12 Fig. 72 *hk*). GEGENBAUR und SOLGER haben diese Knorpelleiste als Muschel bezeichnet. Bei *Testudo* und *Emys* bezeichnet SEYDEL eine mit Riechepithel bekleidete Einstülpung der Paries in die Pars olfactoria hinein als „Muschelwulst“. In der durch die Einstülpung nach innen auf der Außenseite der Kapsel gebildeten Vertiefung liegt der hintere Teil der Glandula nasalis externa. Ein ganz ähnlicher knorpliger Muschelwulst findet sich auch bei *Chelydra* (Taf. 12 Fig. 76 *mw*).

In dem Muschelwulst hat man nach SEYDEL den Vorläufer einer eigentlichen Muschel zu sehen. Beides, Muschelwulst und Muschel, rechnet SEYDEL zu den „echten Muschelbildungen“, denen er die „unechten Muschelbildungen“ gegenüberstellt, wozu auch die „Muschel“ (GEGENBAUR, SOLGER) von *Chelonia* gehören soll (SEYDEL, 1896, p. 424, 425). Das Unterscheidungsmerkmal geben die Beziehungen zur Riechschleimhaut ab: echte Muschelbildungen vergrößern die Oberfläche des Riechepithels, unechte dagegen haben zu diesem keinerlei Beziehung. Bei *Testudo* und ebenso bei *Chelydra* geht die laterale Grenzfalte hinten in den Unterrand des Muschelwulstes über. Die KnorpelEinstülpung aber stützt, wie SEYDEL's Figuren (1896, fig. 4, D—K) zeigen, vorn nur die laterale Grenzfalte, und erst

erst ziemlich weiter hinten (SEYDEL, 1896, fig. 4 L und M) zieht das Riechepithel an dem knorpligen Muschelwulst herunter; auf seine nach unten gekehrte Seite gelangt es überhaupt nicht; in dieser Region stellt also der Muschelwulst nur Grenzfalte dar.<sup>1)</sup>

Die Wandung des Knorpelvorsprungs ist in der am weitesten nach innen ragenden Partie bei *Testudo* und *Chelydra* verdickt (Taf. 9 Fig. 52 *mw*; Verdickung namentlich links), was dem Augenscheine nach durch eine Verschmelzung der oberen und unteren Lage zustande gekommen sein muß. Diese Verschmelzung des oberen und unteren Teiles der KnorpelEinstülpung dürfte bei *Chelonia* einfach weiter nach außen vorgeschritten sein. Das war möglich, da die Glandula nasalis externa in Wegfall gekommen ist (denn ihr Fehlen bei *Chelonia* und *Dermochelys* wird man kaum als ursprünglich auffassen können). So ist aus dem knorpligen Muschelwulst eine Leiste entstanden. Für diese Art des Zustandekommens der Knorpelleiste bei *Chelonia* (und *Dermochelys*, s. unten) spricht auch eine außen von ihr an der Paries noch vorhandene schwache Einstülpung (Taf. 9 Fig. 47, 48; Taf. 12 Fig. 68 *ml'*), als Rest des ursprünglich ausgedehnten Hohlraums, in dem bei *Chelydra* die Glandula nasalis externa liegt; auch dürfte sich die Entstehung der Leiste auf andere Art schwer erklären lassen. — Der Ausbreitung der Riechschleimhaut dient die Vorwölbung schon bei *Testudo* und *Chelydra* nur zum Teile, die Leiste bei *Chelonia* aber nicht viel weniger, da sich das Riechepithel hier gerade bis auf die Oberseite der die Pars olfactoria scharf abgrenzenden, durch die Knorpelleiste gestützten lateralen Grenzfalte erstreckt. Auch die Übereinstimmung in der Lage beider Bildungen ist so vollkommen, daß die Homologie des Muschelwulstes von *Testudo* und *Chelydra* und der Leiste bei *Chelonia* (und *Dermochelys*) nicht zweifelhaft erscheint. Allerdings wäre auch nach SEYDEL selbst (1896, p. 423) eine derartige Falte wie bei *Chelonia* zu den echten Muschelbildungen zu rechnen und als Muschelwulst zu deuten, wenn sich nachweisen ließe, daß die Falte früher Beziehungen zur Riechschleimhaut gehabt und sie jetzt

---

1) Beim Embryo von *Chelydra* ist die Pars olfactoria nach unten nicht durch indifferentes Epithel abgegrenzt, wie bei der erwachsenen *Testudo*, sondern Cylinderepithel geht bis auf den Boden der Nasenhöhle herunter (ein embryonales Verhalten?). Die Pars olfactoria wird aber durch die charakteristischen, nur in ihr auftretenden BOWMAN'schen Drüsen gekennzeichnet, und letztere erstrecken sich in dem Cylinderepithel nur über die nach oben gekehrte Seite des Muschelwulstes.

bei *Chelonia* verloren hat. Dies ist möglich, aber eine solche ehemalige Ausbreitung der Riechschleimhaut bei Cheloniiden läßt sich natürlich sehr schwer beweisen; sichergestellt aber erscheint mir die Homologie der Knorpelteile. Ich möchte daher für die Knorpelleiste bei *Chelonia* die Bezeichnung Muschelleiste gebrauchen, um ihrem morphologischen Werte gerecht zu werden. Der Terminus soll auf die Beziehung zur knorpligen Muschel (bzw. zum Muschelwulst) bei dieser Schildkröte hinweisen. — Leider ist in diesen Dingen die Benennungsweise nicht ganz eindeutig: sowohl die Skeletteile werden als Muschel (Concha) bezeichnet (z. B. von GAUPP), wie auch gewöhnlich der ganze Vorsprung in die Nasenhöhle (SEYDEL; in der menschlichen Anatomie). Für die ganze, durch die Muschelleiste gestützte Falte mag für *Chelonia* (und *Dermochelys*) die passende neutrale Bezeichnung: „laterale Grenzfalte“ Geltung haben.

An der Basis der Muschelleiste, etwa in der Mitte der Riechhöhle, durchsetzt ein Foramen von außen unten nach innen oben die Paries (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 68, 69 *rr*); in ihm liegen ein Gefäß und ein Nerv; letzterer ist ein hier in die Nasenkapsel tretender Ast des Nervus palatinus, der durch das Foramen palatinonasale in die Nasenregion kommt und dann außen an der Paries nach vorn oben zieht, bis er das zuerst erwähnte Loch erreicht und hierdurch in die Nasenkapsel eindringt.

Hinten endigt die Paries von *Chelonia* mit freiem Rande; unten reicht dieser als laterale Seitenwand des Ductus nasopharyngeus am weitesten von allen Teilen der knorpligen Nasenkapsel caudalwärts. In halber Höhe des Hinterrandes geht die Paries in den Hinterrand des knorpligen Daches für den Ductus nasopharyngeus über (welches sich medialwärts als Planum antorbitale nach oben und unten vergrößert).

Bei der erwachsenen *Chelonia* finden wir in der Paries dieselben Verhältnisse wie beim Embryo wieder.

Beim reifen Embryo von *Dermochelys* (Taf. 11) ist der Vorderteil der Paries gegenüber *Chelonia* infolge des Wegfallens des Recessus inferior nicht unwesentlich modifiziert. Eine Sonderung der vorderen Nasenkapsel in einen die Recessus einschließenden und einen den Einführungsgang stützenden Teil fällt bei *Dermochelys* fort. Als Verlängerung des hier steil ansteigenden Bodens gehen beiderseits breite Spangen an der Unterseite des Einführungsganges her, die sich mit ebensolchen Spangen aus dem Tectum, wie sie auch bei *Chelonia* auftreten, über und vor dem Einführungsgang verbinden,



wodurch Fenestrae narinae zustande kommen (Taf. 11 Fig. 62, 66, 67). Nur ist die bei *Chelonia* hauptsächlich von der Paries ausgebildete Spange hier durch eine vom Solum stammende ersetzt; die entsprechende Verbindung dieses vorderen Teiles der Nasenkapsel findet sich aber auch bei *Chelonia* (vgl. S. 156, pp). Jedoch ist auch die Paries bei *Dermochelys* noch in dieser Gegend vertreten; lateral vom Einführungsgange trifft man bei A auf ein unregelmäßiges Knorpelstück (Taf. 11 Fig. 62, 63, 67 v. pa), das vorn unten mit der Spange seitlich unter dem Einführungsgang zusammenhängt. Bei B ist ein entsprechender Knorpel (Taf. 11 Fig. 66 v. pa) vorhanden, der sowohl oben wie unten durch eine dünne nach vorn ziehende Knorpelverbindung mit der dorsalen, resp. ventralen Spange am Ductus nasopharyngeus verbunden ist. Wir haben hier allem Anscheine nach in Rückbildung begriffene Teile der Paries vor uns, wofür auch der Umstand spricht, daß diese Rudimente bei der erwachsenen *Dermochelys* zu fehlen scheinen. Bei *Chelonia* ist diese Partie noch vollständiger und zeigt, wenn auch wohl durch spezielle Anpassung etwas modifiziert, wahrscheinlich einen primitiveren Zustand als *Dermochelys*.

Die Ausbildung der Knorpelleiste in der vertikalen Querwand (Taf. 9 Fig. 44; Taf. 11 Fig. 63 v. s. k) zwischen dem Recessus superior und der Pars olfactoria geht wie bei *Chelonia* von Tectum und Paries aus, nur ist sie beim Embryo weniger hoch; auch fehlt der nach vorn umgebogene horizontale Teil, der bei *Chelonia* die den Recessus superior nach unten begrenzende Falte stützt. In der Paries nasi von *Dermochelys* und ebenso im Tectum finden sich eine Reihe kleiner Foramina, in denen Nervenäste und manchmal auch Gefäße liegen; ihre Verteilung ist aus den Figuren 62, 66 u. 67 der Taf. 11 ersichtlich, wo ich sie mit Nummern bezeichnet habe (1—9). Leider war es mir nicht möglich, nach meinen Querschnitten die Zugehörigkeit dieser kleinen Nervenäste bei *Dermochelys* festzustellen. Der Inhalt der Foramina ist zwar im Querschnitt deutlich zu erkennen, aber die Nerven und Gefäße selbst lassen sich nicht mit genügender Genauigkeit verfolgen. Für die Nerven kommen nur Äste des Ramus ethmoidalis n. trigemini und des Ramus palatinus n. facialis in Betracht. Im Bereiche der Paries liegen die Foramina 6—8 bei A (Taf. 11 Fig. 62, 67) und 6—9 bei B (Taf. 11 Fig. 66). Von diesen liegt nur 8 vor der vertikalen Querleiste zwischen Recessus superior und Pars olfactoria. Sämtliche Foramina sind paarig vorhanden, wenn sie auch nicht ganz symmetrisch liegen, außer dem

sehr kleinen unpaaren Foramen 9 bei B, das aber wohl eine zufällige Lücke ist, da es durch Perichondrium völlig verschlossen wird. Am Übergange von Paries und Tectum liegen die Foramina 1 und 5.

Die Muschelleiste ist beim Embryo von *Dermochelys* (Taf. 9 Fig. 44, 45; Taf. 11 Fig. 63 *ml*) kräftig ausgebildet, erreicht aber, wie bereits erwähnt, keinen Zusammenhang mit der Pars paraseptalis über dem Ductus nasopharyngeus, so daß die Pars olfactoria hauptsächlich durch die laterale Grenzfalte vom Ductus nasopharyngeus getrennt ist. Das von außen am Grunde der Muschelleiste durch die Paries tretende Foramen der *Chelonia* fehlt hier; aber es findet sich an derselben Stelle der Muschelleiste ein Foramen (Taf. 9 Fig. 44; Taf. 11 Fig. 63 *mn*), das diese allein, innerhalb der Paries, an ihrem Grund durchsetzt und das vielleicht demselben an anderer Stelle in die Nasenkapsel gelagerten kleinen Nerven zum Durchtritt dient. Eine zweite ähnliche, aber kleinere Öffnung durchsetzt die Muschelleiste in ihrem vorderen Teil (Taf. 9 Fig. 45; Taf. 11 Fig. 63 *nn*).

Die Paries nasi von *Dermochelys* biegt hinten mit ihrem ganzen oberen Teile in das Planum antorbitale zur Mediane über. Nur bleibt bei Embryo A oben eine Öffnung zwischen Paries, Planum, Septum und Cartilago sphenoethmoidalis, eine Fissura orbitonasalis, frei (Taf. 11 Fig. 62 *fi. on*). Bei Embryo B ist sie nur in Form eines schmalen Spaltes zwischen Planum antorbitale und Cartilago sphenoethmoidalis vorhanden (Taf. 11 Fig. 66 *fi. on*). Durch die Fissur gelangen Gefäße und — bei A in einem besonderen Einschnitt des Planum antorbitale (Taf. 11 Fig. 62 *inc. V. nas. m*) — der mediale Ast vom Ramus ethmoidalis n. trigemini in die Nasenkapsel; bei B hat letzterer ein gesondertes Foramen (Taf. 11 Fig. 66 *f. V. nas. m*) (s. S. 165).

Die erwachsene *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 17, 18) zeigt dem Embryo gegenüber einige nicht sehr wesentliche Unterschiede. Ihre Muschelleiste ist kräftig entwickelt, aber unregelmäßig und hinten von der Nasenkapselwand losgelöst. Die vertikale Scheidewand zwischen Pars olfactoria und Pars respiratoria ist in höherem Maße knorplig ausgebildet als beim Embryo. Hinzufügen will ich noch, daß sich das Wiederaufsuchen kleinerer Foramina, die der Embryo auf den Querschnitten zeigt, bei der erwachsenen *Dermochelys* und *Chelonia* als sehr schwierig erwies und meist zu keinem sicheren Resultate führte.

*Chelydra* zeigt *Dermochelys* und *Chelonia* gegenüber einige Differenzen in der Paries nasi. Der vordere Teil der Nasenkapsel, der den Einführungsgang umgibt, ist durch einen breiten Spalt (Taf. 12 Fig. 74–76 *hs*) von der übrigen Paries abgetrennt; durch den

oberen Teil dieses Spaltes tritt der Ductus glandulae nasalis externae in das Cavum nasi. Die knorplige Seitenwand vor diesem Spalt wird durch eine breite Spange gebildet, die nur von dem Solum ausgeht, über dem Einführungsgang medialwärts umbiegt, aber dann frei endet. Auf der medialen Seite ist der Gang von einer aus dem medialen Tectum vorwärts und dann abwärts gehenden Spange begleitet, die zwar unten im Boden des Einführungsganges mit der lateralen Spange zusammenhängt, oben aber nicht, so daß eine ringsum knorplig geschlossene Fenestra narina nicht zustande kommt.

Die vertikale Querleiste von *Chelonia* weist *Chelydra* nicht auf; nur auf der Innenseite des Tectums (Taf. 12 Fig. 76, 77 v. s'. k) läuft an etwa entsprechender Stelle ein schwacher Knorpelwulst her, der dem der ähnlich verlaufenden Leiste von *Chelonia* möglicherweise homolog ist.

Eine Einbuchtung der Paries im Bereiche der Pars olfactoria, ein knorpliger Muschelwulst (Taf. 9 Fig. 52; Taf. 12 Fig. 76 mw) tritt bei *Chelydra* in ähnlicher Weise wie bei *Testudo* auf. In dem Hohlraum, der durch die Einbuchtung des Muschelwulstes außen zwischen diesem und der knöchernen Seitenwand (Praefrontale und Maxillare) des Nasenraums entsteht (Taf. 12 Fig. 75 mw'), liegt, wie schon erwähnt, die hintere Hälfte der Glandula nasalis externa; der nach vorn anschließende Teil dieser Drüse bis zum Ausführungsgang ist sehr flach und liegt in einer schwachen Einbuchtung der Paries, einer Fortsetzung der Muschelwulsteinbuchtung. Der untere Hinterrand der Paries seitlich vom Ductus nasopharyngeus ist von hinten her eingeschnitten. Der anfangs schmale Einschnitt erweitert sich zu einer ziemlich beträchtlichen Lücke (Taf. 9 Fig. 52; Taf. 12 Fig. 75, 76 oo) im Knorpel. Nach innen von dieser und gerade bis in sie hineinragend liegt der blind endende Recessus des Ductus nasopharyngeus (Taf. 9 Fig. 52 rec. d. n). Der obere Teil der hinteren Paries geht kontinuierlich in das Planum antorbitale über.

Zwischen dem Oberrand der eben erwähnten Lücke und dem Muschelwulst treffen wir bei *Chelydra* auf das Foramen rami nasalis n. palatini (Taf. 12 Fig. 75, 76 rr'). In der Kapsel liegt an dieser Stelle die unter der lateralen Grenzfalte nach hinten laufende laterale Leiste (s. S. 134). Aus dem Verlauf des Nerven auf eine Homologie dieser Leiste mit der lateralen Grenzfalte von *Chelonia* zu schließen, wäre verfehlt, denn eine solche ist wegen der verschiedenen Lage dieser Gebilde ausgeschlossen.

Die Paries nasi der halberwachsenen *Chelydra* gleicht im wesentlichen der des reifen Embryos.



Das sehr geschlossene Tectum nasi von *Chelonia* (Taf. 12 Fig. 72) steht oben kontinuierlich mit dem Septum in Verbindung, und lateral geht es in die Paries nasi über. Oben senken sich beide Hälften gegen das Septum etwas ein, so daß in der Mitte eine leichte Einbuchtung der Länge nach über das Tectum zieht; sie wird, wie bereits erwähnt, nach vorn zu tiefer, bis sie schließlich in die Spalte übergeht, die die beiden Teile der vorderen Nasenkapsel trennt. Die lateralen Flächen des Tectums gehen hier in die breiten Spangen oben vom Einföhrungsgang über. Nach hinten zu endet das Tectum mit freiem Rande.

Daß mit dem Tectum nasi die knorplige Querleiste in Verbindung steht, die Pars olfactoria und Recessus superior trennt, wurde schon erwähnt. — Im hinteren Teile des Tectums findet sich ein paariges Foramen, durch das der Ramus lateralis des Nasenastes vom Trigeminus wieder aus der Nasenkapsel heraustritt (Taf. 9 Fig. 48; Taf. 12 Fig. 69, 72 f. e. *V. nas. l.*).

Bei *Dermochelys* ist die ganze Konfiguration des Tectums wie bei *Chelonia*; nur gegenüber dem reifen Embryo von *Chelonia* unterscheidet sie sich darin, daß die Cartilago sphenoethmoidalis (Taf. 11 Fig. 62, 64—67 ca. *sph.*) anscheinend immer auftritt. Sie läuft bei *Dermochelys* und dem *Chelonia*-Kopfe nach vorn oben in das Septum und den medialen Teil des Tectums aus, und die durch sie oben begrenzte Fissura orbitonasalis schneidet zwischen Tectum und Paries ein (über Unterschiede bei A und B vgl. S. 161). Von Nervenlöchern sind bei den reifen Embryonen von *Dermochelys* im Tectum 4 Paare vorhanden. Ein unpaares Foramen (Taf. 11 Fig. 67 3) liegt bei A im Übergange des Tectums in die Paries auf der linken Seite und ist durch Perichondrium verschlossen. Die Lage der Foramina ergibt sich aus den Figuren. In den sämtlichen paarigen Öffnungen liegen Nerven, in 2 und 4 außerdem auch Gefäße. Die Foramina 4 und 5 durchsetzen den Grund der vertikalen Querleiste an der Innenfläche des Tectums, die Pars olfactoria und Recessus superior trennt, und führen so von unten hinten aus der Pars olfactoria nach oben vorn auf die Außenseite der Nasenkapsel. Die Querleiste selbst ist in ihrem medialen Teile innerhalb der Nasenkapsel von einer Öffnung (Taf. 11 Fig. 63 tt) unterbrochen, in der Gefäße und Nerven(?) liegen.

Das Tectum nasi von *Chelydra* gleicht dem von *Chelonia* darin, daß ein paariges Foramen für den lateralen Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini auftritt (Taf. 12 Fig. 74, 76 f. e. *V. nas. l.*), während

andere Foramina fehlen. Eine Cartilago sphenoethmoidalis wird vermißt. Wie bemerkt, entspricht der vertikalen, auch vom Tectum ausgehenden Querleiste bei *Dermochelys* und *Chelonia* allenfalls nur der schwache Wulst (Taf. 12 Fig. 76, 77 v. s. k), der die am Dache der Nasenhöhle herlaufende Verbindungsfalte zwischen lateraler und medialer Grenzsfalte stützt. — Die Verhältnisse des Tectums am halbausgewachsenen *Chelydra*-Kopfe (Taf. 3 Fig. 21, 22) sind wesentlich dieselben wie bei dem Embryo.

Schließlich wäre noch der Teil der Nasenkapsel zu nennen, der ihre Grenze gegen die Orbita bildet, das Planum antorbitale. Beim Embryo von *Chelonia* (Taf. 12 Fig. 68—72 pl. ao) sind die Vertikalplatten der Praefrontalia bereits so stark ausgebildet, daß nur ein schmaler Spalt für das Septum zwischen ihnen freibleibt, wie bei Erwachsenen. Dadurch ist bei *Chelonia* eine sehr weitgehende Reduktion der Plana antorbitalia bedingt, ebenso wie zuweilen die der Cartilagine spheno-ethmoidales. Das Planum bildet jederseits nur ein ganz niedriges, langgestrecktes gleichseitiges Dreieck, das mit seiner Basis dem Septum anliegt, aber nicht damit verschmolzen ist, während die beiden nach außen gekehrten Seiten im knorpiligen Dache des Ductus nasopharyngeus zusammenlaufen und mit ihm verschmelzen. Die Spitze des Dreiecks geht in die medialwärts umgebogenen Teile der Paries über (im Hinterrande von *hk*, Taf. 12 Fig. 72). Wesentlich dieselben Verhältnisse finden sich auch bei der erwachsenen *Chelonia*, nur ist die Reduktion im Verhältnis noch weiter gegangen (Taf. 3 Fig. 20).

Bei *Dermochelys* (Taf. 3 Fig. 18; Taf. 11 Fig. 62—67 pl. ao) ist das Planum antorbitale ausgedehnter als bei *Chelonia*, wohl auch deshalb, weil bei ersterer die Ausbildung der Vertikalplatten der Praefrontalia nicht so weit medialwärts geht wie bei dieser. Das Planum liegt medial am Septum wie bei *Chelonia*, geht aber lateral fast mit seiner ganzen Höhe [bei B (Taf. 11 Fig. 66) noch mehr als bei A (Taf. 11 Fig. 62), da bei B das Planum höher hinauf geht] in die Paries nasi über, die sich nach hinten zur Mediane wendet, so daß ein kontinuierlicher Übergang zwischen beiden stattfindet (s. S. 161). Mit dem medialen oberen, freien Rande bildet das Planum bei A (Taf. 11 Fig. 62) die untere und laterale Grenze der Fissura orbitonasalis (bei B auch die hintere Grenze dieser, Taf. 11 Fig. 66 fi. on), die oben und medial durch das Tectum und die Cartilago sphenoethmoidalis abgegrenzt wird. Bei A läßt diese Fissura den Ramus medialis rami ethmoidalis n. trigemini passieren (bei *inc. V. nas. m*;

Taf. 11 Fig. 62); dieser hat bei B ein eigenes Foramen (Taf. 11 Fig. 66 f. *V. nas. m*) im Planum antorbitale.

Der Ramus lateralis des Nasenastes vom Trigeminus hat bei beiden Embryonen von *Dermochelys* ein eigenes Foramen im Planum (Taf. 11 Fig. 62, 66 f. *V. nas. l*), vor dem noch ein zweites kleineres Foramen (*yy*) die hintere Kapselwand passiert; letzteres enthält einen feinen Nervenast und kleine Gefäße. Eigentümlich ist die Stelle beschaffen, an der bei A der Ramus lateralis innen in die Nasenkapsel gelangt. Der Nerv tritt nämlich in eine kleine Nische, in der Knorpelwand, deren Innenwand nach vorn einen selbständigen kleinen Vorsprung in die Nasenkapsel bildet (Taf. 8 Fig. 41 *vv*). Ganz ähnliche Verhältnisse zeigen sich bei der Einmündung des Ramus medialis von B durch ein eigenes Foramen. — Bei B ist die Fissura orbitonasalis sehr klein, da sie durch vom Planum ausgehende Knorpelstücke in ihrer Ausdehnung beschränkt wird (Taf. 11 Fig. 66).

In der Höhe des Unterrandes des Septums legt sich an den medialen Rand des Planums das Hinterende der Pars paraseptalis, das bei B in geringem Maße mit dem Planum antorbitale verschmilzt (s. S. 152). Die Verbindung mit der Paries geht nur etwas tiefer als die Muschelleiste; mit den darunter gelegenen Teilen der Paries, die den Ductus nasopharyngeus lateral umgeben, steht das Planum nicht in Verbindung.

Das Planum antorbitale von *Chelydra* ist sowohl beim halberwachsenen Tiere (Taf. 3 Fig. 21. 22 *pl. ao*) wie beim reifen Embryo (Taf. 12 Fig. 73—77 *pl. ao*) wohl ausgebildet; es bleibt durchgängig vom Septum getrennt und umrahmt in seinem oberen Teile zusammen mit dem Tectum die große Öffnung (Taf. 3 Fig. 21; Taf. 12 Fig. 74, 75, 77 *fi. on'*), die durch die Vereinigung von Foramen olfactorium und Fissura orbitonasalis bei *Chelydra* entstanden ist; durch ihren unteren Teil tritt der ganze Ramus ethmoidalis n. trigemini in die Nasenkapsel.

#### Der Palatoquadratbogen.

Der Palatoquadratbogen der mir vorliegenden reifen Embryonen von *Chelydra*, *Chelonia* und *Dermochelys* zeigt schon wesentlich das Verhalten der ausgewachsenen Schildkröten, abgesehen natürlich von der viel geringeren Verknöcherung. Er besteht aus dem Quadratum mit der Pars articularis und dem Processus pterygoideus (GAUPP, 1900, p. 489) sowie dem MECKEL'schen Knorpel. Das Quadratum der Embryonen hat dieselbe Gestalt wie das der Erwachsenen und weist bereits auf dem weitaus größten Teile seiner Oberfläche peri-



chondrale Verknöcherung auf (Taf. 4 Fig. 23—26; Taf. 5 Fig. 27—30; Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 37—39; Taf. 10 Fig. 54—58). Bei *Chelydra* bildet das Squamosum einen starken, nach oben und hinten gerichteten Vorsprung auf dem Quadratum. Dieser wird ganz von einer mächtigen, aber sehr dünnwandigen Ausbuchtung des Quadratus (Taf. 10 Fig. 54) ausgefüllt, welche hier im Innern des Squamosums beim halberwachsenen *Chelydra*-Kopfe noch ganz knorplig ist. Beim etwas älteren, macerierten Schädel ist die Verknöcherung dieser dünnen Knorpelwandung kaum weiter vorgeschritten. Das knöcherne Quadratum zeigt hinten ein großes Loch; nach der Ausbildung von dessen Rändern scheint der mediale Teil der Knorpelwandung, die das Quadratum innerhalb des Squamosums abgeschlossen hat, in Rückbildung zu sein.

Der Processus paroticus der Ohrkapsel legt sich von hinten an das Quadratum, und sein hinterstes Ende bleibt bei *Dermochelys*, wie schon beschrieben, immer knorplig. Am Gelenkende des Quadratus bleibt bei *Dermochelys* zeitlebens eine ziemlich dicke Knorpelschicht (bei VII 2—5 mm) erhalten. Die Gelenkfläche für den Unterkiefer ist konkav (Taf. 5 Fig. 28, 30; Taf. 8 Fig. 38; Taf. 10 Fig. 57, 58), so daß die Fläche außen und innen etwas tiefer herabreicht als in der Mitte und so ein Gelenksattel entsteht, in dem die Cartilago Meckelii artikuliert.

Der Processus pterygoideus ist bei *Chelonia* (Taf. 8 Fig. 40 *pr. pter*) und *Chelydra* (Taf. 8 Fig. 40 *pr. pter*) in einer Rinne auf der lateralen Seite des Pterygoids gelegen. Er erreicht bei diesen Formen den Descensus parietalis an dessen lateraler Seite, da wo dieser mit dem aufstrebenden Fortsatze des Pterygoids zusammentrifft, verbreitert sich hier etwas (Taf. 10 Fig. 60) und senkt sich dann wieder am Pfeiler auf die Fläche des Pterygoids herab. Bei *Chelydra* zieht der vordere Teil des Processus pterygoideus stark lateralwärts und legt sich mit seinem vordersten Ende noch auf das Jugale. Der ganze Processus ist beim Embryo noch knorplig außer dem oberen, verbreiterten Teil am Descensus parietalis, der schon eine Knochenhülle aufweist. Diese Verknöcherung dehnt sich weiter aus, und das verknöcherte Stück ist am macerierten Schädel als Epipterygoid bekannt (vgl. für *Chelonia* und *Chelydra* MONKS 1878). Die Verbindung nach hinten mit dem Quadratum ist bei den mir vorliegenden Köpfen von *Chelonia* und *Chelydra* knorplig erhalten, während der absteigende vordere Schenkel auch verknöchert ist, mit Ausnahme des vordersten Stückes, das knorplig bleibt.

Der Processus pterygoideus von *Dermochelys* ist sowohl beim Embryo (Taf. 6 Fig. 32, 33 *pr. pter*) wie bei der Erwachsenen (S. 167 Fig. Q *pr. pter*) wohl ausgebildet; er geht wie bei *Chelonia* in einer Rinne des Pterygoids nach vorn. An einer Stelle finden wir eine leichte Aufwulstung der medianen Kante der Rinne, worin VAN BEMMELEN die reduzierte aufsteigende Leiste des Pterygoids erkennt (vgl. S. 46). Hier sendet der knorplige Processus pterygoideus einen ganz stumpfen Fortsatz (Fig. Q *eh*) in die Höhe,

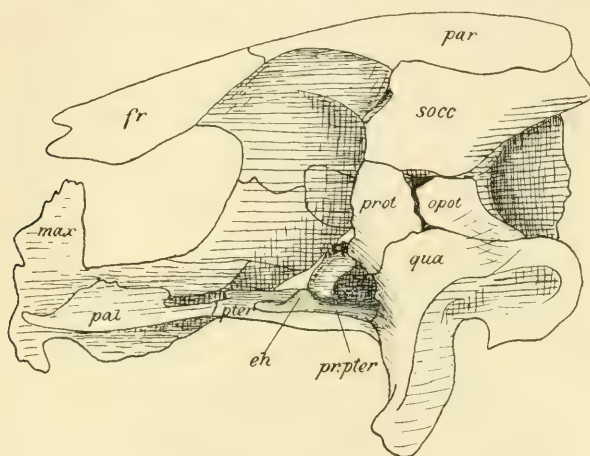


Fig. Q.

*Dermochelys coriacea*, Schädel III von der linken Seite; die Schläfenkappe ist abgenommen (vgl. Taf. 2 Fig. 7); auf die Schädelbasis ist der Processus pterygoideus (*pr. pter*) nach den Verhältnissen bei dem Kopfe VII eingezeichnet. 1:3.  
*eh* Epipterygoidhöcker.

um darauf wieder als einfacher Knorpelstab noch eine kurze Strecke weiter nach vorn zu ziehen (Fig. Q). Dieser Höcker entspricht nach allem dem hakenförmigen Vorderteile des Processus pterygoideus bei *Chelonia* und *Chelydra*, der hier nicht mehr in dem Maße ausgebildet wird; seine geringe Entwicklung findet wohl ihre Erklärung in einer Reduktion der Parietalfleiler bei *Dermochelys* und ist mit beweisend für dieselbe. Da im Zusammenhang mit der Rückbildung der Parietalfleiler auch das Epipterygoid bei der erwachsenen *Dermochelys* fehlt, ist diese geringe Ausbildung seiner Anlage beim Embryo zu erwarten. — Der Processus pterygoideus bei *Dermochelys* vor diesem Epipterygoidhöcker zieht dann als abgeflachter Knorpelstreifen ziemlich weit nach vorn, bis etwa in die Höhe der Fenestra septi interorbitalis unter dem Subiculum infundi-

buli. Bezeichnend ist auch, daß an dem Epipterygoidhöcker zum Teil das Bindegewebe inseriert, welches sich nach oben an die knorpelige Seitenwand des Craniums anheftet und eine Art Cavum epiptericum nach außen abschließt (s. S. 125), wie dies bei den übrigen Schildkröten durch die Descensus parietales geschieht.

Ebensowenig wie GAUPP (1905 b, p. 789) vermag ich bei *Chelonia* einen selbständigen knorpeligen Annulus tympanicus zu finden, wie ihn PARKER (1880, p. 37) angibt. Auch bei *Dermochelys* und *Chelydra* findet sich nichts derartiges.

Die Cartilago Meckelii bleibt bei *Dermochelys* (Taf. 5 Fig. 30; Taf. 6 Fig. 31—34; Taf. 7 Fig. 35; Taf. 8 Fig. 41 *ca. me*) und *Chelonia* (Taf. 8 Fig. 38—40; Taf. 9 Fig. 47, 48 *ca. me*) zeitlebens in beträchtlicher Ausdehnung erhalten; bei *Chelydra* (Taf. 10 Fig. 57—61 *ca. me*) ist sie relativ schwächer. Bei *Chelonia* und *Chelydra* verknöchert in ihrer Gelenkpartie ein selbständiges Articulare, das bei *Dermochelys* fehlt. Der MECKEL'sche Knorpel ist bei allen drei Formen embryonal an der Gelenkstelle verbreitert und eingesattelt, so daß die mediale Erhebung der Gelenkfläche des Quadratum in diesen Sattel paßt (Taf. 5 Fig. 30; Taf. 6 Fig. 31; Taf. 8 Fig. 38; Taf. 10 Fig. 58). Bei *Chelonia* findet sich auch auf der lateralen Seite des MECKEL'schen Knorpels noch eine Einsattelung (Taf. 8 Fig. 38, 39), die bei *Dermochelys* (Taf. 5 Fig. 30 links) und ebenso bei *Chelydra* (Taf. 10 Fig. 58) schwächer ausgeprägt ist; sie wird von dem Supraangulare gestützt, welches namentlich bei *Chelonia* den MECKEL'schen Knorpel von außen einkerbt. Dieser zweite Sattel wird aber als Gelenkfläche für die laterale Senkung der Gelenkfläche des Quadratum kaum in Betracht kommen, da er zu weit vorn liegt.<sup>1)</sup>

Vor dem verbreiterten hinteren Ende verschmälert sich der MECKEL'sche Knorpel und legt sich dann in eine Rinne des Dentales, die er ausfüllt. Nach PARKER (1880) und GAUPP (1905 b) ist die vordere Symphyse (bei *Chelonia*) ein selbständiges Knorpelstück. Ich finde auf den mir vorliegenden Stadien hier alles schon einheitlich verschmolzen. Aber kurz ehe beide Hälften zusammenfließen, springt

1) Der mediale Rand der erstgenannten Einsattelung ist in seiner hintersten Partie bei *Chelydra* von der Chorda tympani durchbohrt. Sie gelangt aus dem Knorpel zwischen das Goniale und die mediale Seite des MECKEL'schen Knorpels; dann tritt sie für eine Strecke weit in das Goniale selbst. Bei *Dermochelys* und *Chelonia* durchbohrt der Nerv den MECKEL'schen Knorpel nicht, benutzt aber für eine Strecke weit einen Kanal im Goniale; über das Verhalten der Chorda tympani bei Schildkröten vgl. a. GAUPP 1911, p. 109, 110.



bei *Dermochelys* und *Chelonia* beiderseits der Knorpel nach hinten unten und etwas medial heraus, und dann wird erst die Symphyse gebildet. Bei *Chelydra* bildet die Symphysenpartie eine flache, vorn etwas nach oben zugespitzt auslaufende Platte, deren mittlerer Teil nach hinten zwischen die MECKEL'schen Knorpel vorragt und von hinten etwas eingebuchtet ist. Die vordere Spitze des MECKEL'schen Knorpels ist nach vorn in die Symphyse der Dentalia hinein ausgezogen; bei *Chelonia* ist die äußerste Spitze des Knorpels nach hinten überkippt, während bei *Dermochelys* die Knorpelspitze gerade in die Höhe geht, entsprechend dem Vorsprunge auf der Symphyse der Dentalia.

#### IV. Allgemeine Übersicht der Besonderheiten des *Dermochelys*-Schädels gegenüber dem von *Chelonia* und *Chelydra*.

Sind bei einem Merkmal des *Dermochelys*-Schädels Anklänge an *Chelonia* oder *Chelydra* vorhanden, so unterbleibt die Trennung durch Strich nach der betreffenden Seite der Tabelle. Ist ein Merkmal nur *Dermochelys* eigentümlich, so ist es nach beiden Seiten gesondert.

##### A. Merkmale im knöchernen Schädel.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
1. Condylus occipitalis gut ausgebildet.	Condylus occipitalis nicht völlig verknöchert.	Condylus occipitalis gut ausgebildet.
2. Basioccipitale entweder in der Umgrenzung des Foramen magnum oder hier von den Exoccipitalia bedeckt.	Basioccipitale an der Umgrenzung des Foramen magnum beteiligt.	Basioccipitale wird vom Foramen magnum durch die Exoccipitalia ausgeschlossen.
3. Schwache Crista basioccipitalis.	Kräftige Crista basioccipitalis.	Schwache Crista basioccipitalis.
4. Basioccipitale verbindet sich nicht mit Opisthoticum.	Basioccipitale verbindet sich nicht mit Opisthoticum.	Nach SIEBENROCK (1897 p. 251) Verbindung von Basioccipitale und Opisthoticum. Bei meinem <i>Chelydra</i> -Schädel keine Verbindung.
5. Zwei Foramina n. hypoglossi im Exoccipitale.	Ein For. n. hypoglossi, oft mit zwei äußeren Öffnungen, im Exoccipitale.	Zwei For. n. hypoglossi im Exoccipitale.
6. For. jugulare anterius länglich.	For. jug. ant. länglich.	For. jug. ant. rund.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
7. Incisura jugularis posterior im Exoccipitale.	Incisura jugularis posterior im Exoccipitale, außer bei V.; hier ein For. jug. post.	Immer ein For. jug. post. im Exoccipitale, welches weit von der Fenestra postotica getrennt bleibt.
8. Verbindung des Exoccipitales mit dem Pterygoid seitlich unten am Tuberculum basioccipitale.	Verbindung des Exoccipitales mit dem Pterygoid hier nur manchmal (V.) erreicht.	Ausgedehnte Verbindung zwischen Pterygoid und Exoccipitale seitlich des Tuberculum basioccipitale.
9. Crista supraoccipitalis hoch und weit nach hinten vorragend.	Crista supraoccipitalis kurz.	Crista supraoccipitalis hoch und weit nach hinten vorragend.
10. Dauernd große, knorpelig geschlossene Lücke in der medianen Vestibularwand, zwischen Prooticum, Opisthoticum und Supraoccipitale.	Dauernd große, knorpelig geschlossene Lücke in der medianen Vestibularwand, zwischen Prooticum, Opisthoticum und Supraoccipitale.	Kleine Lücke in der medianen Vestibularwand, bei <i>Macroclermys</i> fast ganz geschlossen, und ebenso wohl bei älteren Chelydren.
11. Hier (10.) Foramen endolymphaticum, im Knorpel.	Foramen endolymph. im Knorpel nur beim Embryo, später fehlend.	Foramen endolymph. in der medianen knöchernen Labyrinthwand, im Supraoccipitale.
12. Im Labyrinthteil des Supraoccipitale Recessus pro sinu utr. sup. mit zwei Incisuren für Can. sem. ant. und post.	Im Labyrinthteil des Supraoccipitale Recessus pro sinu utr. sup. mit Orificium für Can. sem. post. und Inc. für Can. sem. ant. oder auch Orificium für Can. sem. ant.	Im Labyrinthteil des Supraoccipitale Recessus pro sinu utr. sup. mit Orificia für Can. sem. ant. und post.
13. Verbindung des knöchernen Processus paroticus mit dem Squamosum.	Nur das knorpelige Ende des Processus paroticus erreicht das Squamosum.	Feste Verbindung des knöchernen Processus paroticus mit dem Squamosum.
14. Recessus amp. post. im Opisthoticum mit Orificia für Can. sem. ext. und post.	Rec. amp. post. mit Incisur für Can. sem. post. und Pessulus ext., der aber allein kein vollständiges Orificium für Can. sem. ext. abschließt.	Rec. amp. post. mit Orificia für Can. sem. ext. und post.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
15. <i>N. glossopharyngeus</i> tritt durch die mediane knorpelige Vestibularwand in die Ohrkapsel und durch das For. ext. n. IX im Opisthoticum wieder heraus.	<i>N. glossopharyngeus</i> tritt durch die mediane Knorpel. Vestibularwand in die Ohrkapsel und durch das For. ext. n. IX im Opisthoticum wieder heraus.	<i>N. glossopharyngeus</i> gelangt durch ein For. int. n. IX im knöchernen Opisthoticum in den Rec. amp. post. und durch ein For. ext. n. IX im Opisthoticum wieder heraus. Bei <i>Macroclermys</i> liegt <i>N. IX</i> ganz in einem Knochenkanal des Opisthoticum (n. Siebenrock, 1897, p. 259, 260).
16. Prooticum mit Parietale verbunden.	Prooticum nicht mit Parietale verbunden.	Prooticum mit Parietale verbunden.
17. Fossa acusticofacialis mit For. int. n. facialis und einem For. acust. sowie einer Inc. acust. Außerdem ein kleineres For. unter dem For. acust.	Fossa acusticofacialis mit For. int. n. facialis, einem For. acust. und einer Inc. acust. Außerdem ein oder zwei kleinere Foramina.	Fossa acusticofacialis, mit For. int. n. facialis, zwei For. acust. und einer (schwachen) Inc. acust.
18. Im Prooticum Incisura can. sem. ext. und Orificium can. sem. ant.	Im Prooticum Inc. can. sem. ext. und Inc. can. sem. ant.	Im Prooticum Inc. can. sem. ext. und Orificium can. sem. ant.
19. Ganz rudimentäres Parasphenoid(?).	Großes Parasphenoid mit Rostrum parasphenoidale.	Parasphenoid mit Rostrum parasphenoidale.
20. Kein eigentliches Dorsum sellae.	Sehr hohes Dorsum sellae.	Ausgeprägtes Dorsum sellae.
21a. Schwache Crista auf dem Basisphenoid.	Kräftige Crista auf dem Basisphenoid.	Schwache Crista auf dem Basisphenoid.
21b. (Eine schwache mediane Knochenleiste zieht vom Basisphenoid in die Fossa hypophyseos herab.)	Vorsprung in der Mitte des Dorsum sellae, vor der Crista (darüber am nicht macerierten Kopfe der Knorpelhücker, als Rest der Intertrabecula).	—
22a. Foramen n. abducentis im Basisphenoid.	Incisura n. abducentis im Basisphenoid.	For. n. abducentis im Basisphenoid.



<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
22b. Kurze, stumpfe Processus clinoidei.	Proc. clinoidei fehlen.	Lange, spitze Proc. clinoidei.
23. Die Trabekeln gehen nach vorn und sind mit einer Intertrabecula verschmolzen, die den Boden der Fossa hypophyseos bildet. Aus der Verschmelzung von Trabekeln und Intertrabekel entsteht das Rostrum basisphenoidale, an dem der Unterrand des knorpiligen Septum interorbitale ansetzt.	Die Trabekeln (soweit sie nicht reduziert sind) sind abwärts gegen das Rostrum parasphenoidale gerichtet, das den Boden der Fossa hypophyseos bildet. An ihren medianen vorderen Teil kann der Unterrand des Septum interorbitale ansetzen.	Die Trabekeln gehen nach vorn, sind aber mit einem Rostrum parasphenoidale verschmolzen, das den Boden der Fossa hypophyseos bildet. An die Trabekeln setzt der Unterrand des Septum interorbitale an.
24. Auf der Unterseite des Schädels eine scharfe Kante am Hinterrande des „Basisphenoids“; das Basisoccipitale liegt höher.	Untere Flächen des Parasphenoids und Basisoccipitales fast in einer Ebene.	Untere Flächen des Parasphenoids und Basisoccipitales in einer Ebene; bei <i>Macrocllemmys</i> leichte Kante angedeutet.
25. In der medialen Umrandung der Fenestra infraorbitalis ist der Außenrand des Pterygoids hinten tief eingekerbt.	In der medialen und hinteren Umrandung der Fenestra infraorbitalis biegt der Außenrand des Pterygoids mit glatter Kante zur Pars articularis des Quadratum hinüber.	In der medialen und hinteren Umrandung der Fenestra infraorbitalis biegt der Außenrand des Pterygoids mit glatter Kante zur Pars articularis des Quadratum hinüber.
26. Geringe Spuren eines Processus ectopterygoideus.	Nichts von einem Processus ectopterygoideus vorhanden.	Kräftiger Processus ectopterygoideus.
27. Das Pterygoid verbindet sich hinter dem Maxillare und Palatinum mit dem Jugale.	Die Verbindung des Pterygoids mit dem Jugale fehlt.	Das Pterygoid verbindet sich hinter und über dem hinteren Maxillare mit dem Jugale.
28. Die Carotis interna liegt hinten im Canalis caroticus des Pterygoids, der vorn noch auf kurze Erstreckung durch Pterygoid und Basisphenoid gemeinsam gebildet ist. Dann	Die Carotis interna liegt hinten im gemeinsamen Raume mit dem Sinus cavernosus, dann aber medial davon in einem vom Pterygoid gebildeten Sulcus oder in einem von Ptery-	Die Carotis interna gelangt durch einen einheitlichen Canalis caroticus zwischen Pterygoid, Basisphenoid und Prooticum in die Fossa hypophyseos. Bei <i>Macrocllemmys</i> liegt

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
zieht die Carotis in gemeinsamen Sulcus mit dem Sinus cavernosus, aus dem ihr Hauptast, die Art. cerebralis durch das For. car. int. in die Fossa hypophyseos gelangt. Ramus palatinus n. facialis (= N. vidianus) gelangt durch ein For. vidianum zwischen Pterygoid und Basisphenoid in den Carotiskanal und dann durch den Sulcus im Pterygoid an dem äußeren Hauptast der Carotis, der Arteria palatinonasalis (RATHKE) entlang ziehend, nach vorn in das Cavum epiptericum.	goid, Basisphenoid und Prooticum gebildeten Canalis caroticus; vorn noch ein kurzer Kanal (For. car. int.) für Art. cerebralis zwischen den Trabekeln und dem Dorsum sellae, wenn die Trabekeln entsprechend ausgebildet sind. Wenn beide Kanalstücke für die Carotis zusammen auftreten, so wird ein einheitlicher Kanal nur durch die Lücke in der lateralen Wand hinter den Trabekeln unterbrochen (vgl. S. 41). Ramus palatinus n. facialis begleitet die Carotis cerebralis bis hinter die Trabekeln und gelangt dann mit der Arteria palatinonasalis, eventuell durch die Lücke, nach vorn in den Raum, der bei <i>Dermochelys</i> dem Cavum epiptericum entspricht.	der Canalis caroticus großenteils nur im Pterygoid (SIEBENROCK, 1897, p. 301, tab. 6, fig. 33) und dann unmittelbar im Basisphenoid. Ramus palatinus n. facialis gelangt aus dem Prooticum in den Can. caroticus und zieht dann zusammen mit der Arteria palatinonasalis durch einen eigenen kurzen Kanal zwischen Prooticum, Basisphenoid und Pterygoid (außen von der Arteria cerebralis) in das Cavum epiptericum. Bei <i>Macroclermys</i> wesentlich ebenso, nur ist ein Foramen vidianum im Pterygoid nötig, durch das der Nerv in den Canalis caroticus im Pterygoid gelangt.
29. Zu den Descensus parietales aufsteigende Leisten der Pterygoide.	Zu den Descensus parietales aufsteigende Leisten der Pterygoide kaum angedeutet.	Zu den Descensus parietales aufsteigende Leisten der Pterygoide.
30. Foramen sphenoidale.	Foramen sphenoidale fehlt.	Foramen sphenoidale.
31. Epipterygoid.	Epipterygoid fehlt.	Epipterygoid.
32. Incisura columellae auris.	Incisura collumellae auris.	Foramen columellae auris, beim reifen Embryo Incisura.
33. Crista praetemporalis fehlt.	Crista praetemporalis fehlt.	Crista praetemporalis.
34. Endplatte der Columella auris ziemlich außerhalb der Incisura col. auris.	Endplatte der Col. auris bei Erwachsenen dicht bei der Inc. col. auris.	Endplatte der Col. auris ziemlich außerhalb der For. col. auris.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
35a. Das Quadratojugale berührt auf der Außenseite des Schädels das Postfrontale, legt sich aber schon etwas unter das Jugale. Nur in Ausnahmefällen Quadratojugale und Postfrontale getrennt.	Quadratojugale und Postfrontale durch Squamosum und Jugale außen getrennt; auf der Innenseite erreicht eine große, hauptsächlich unter dem Jugale gelegene Knochenschuppe des Quadratojugales das Postfrontale.	Quadratojugale und Postfrontale außen breit verbunden.
35b. Verbindung von Jugale und Squamosum fehlt in der Regel.	Verbindung von Jugale und Squamosum.	Verbindung von Jugale und Squamosum fehlt.
36. Quadratojugale bis unten breit.	Unterteil des Quadratojugales an der Pars articularis des Quadratum sehr verschmälert.	Quadratojugale bis unten breit.
37. Jugale verbindet sich mit Palatinum.	Jugale verbindet sich nicht mit Palatinum.	Jugale verbindet sich mit Palatinum.
38. Kaum ein eigentlicher Proc. squamosus.	Schwacher Proc. squamosus.	Proc. squamosus sehr kräftig.
39. Vollständiges Temporaldach.	Vollständiges Temporaldach.	Temporaldach stark eingeschnitten.
40. Descensus parietales.	Descensus parietales fehlen.	Descensus parietales.
41a. Naht zwischen Post- und Praefrontale sehr kurz (oder fehlend).	Naht zwischen Post- und Praefrontale vorhanden.	Naht zwischen Post- und Praefrontale vorhanden.
41b. Frontale erreicht am ausgewachsenen Schädel die Orbita in einzelnen Fällen.	Frontale erreicht am ausgewachsenen Schädel die Orbita nicht.	Frontale erreicht am ausgewachsenen Schädel die Orbita nicht.
42. Scharfgerandete Rinne auf der Unterseite der Frontalia für die Lobi olfactorii.	Keine scharfgerandete Rinne auf der Unterseite der Frontalia.	Gerandete, tiefe Rinne auf der Unterseite der Frontalia.



<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
43. Schmäler Spalt zwischen den Vertikalplatten der Praefrontalia.	Weite Öffnung zwischen den Vertikalplatten der Praefrontalia.	Oben erweiterter Spalt zwischen den Vertikalplatten der Praefrontalia.
44. Foramen nasopalatinum von der Choane getrennt.	Foramen nasopalatinum fließt mit der Choane zusammen (vgl. S. 57).	Foramen nasopalatinum von der Choane getrennt.
45. Praefrontale erreicht Palatinum und Vomer.	Praefrontale erreicht Palatinum und Vomer nicht.	Praefrontale erreicht Palatinum und Vomer.
46. Mediannacht zwischen beiden Praefrontalia (schon beim Embryo).	Sehr kurze und unvollständige Mediannacht zwischen beiden Praefrontalia (fehlt beim Embryo).	Mediannacht zwischen beiden Praefrontalia.
47a. Keine Verbindung des Maxillares mit dem Pterygoid.	Keine Verbindung des Maxillares mit dem Pterygoid.	Verbindung des Maxillares mit dem Pterygoid.
47b. Hinterrand des Proc. palatinus des Maxillares durch das Jugale von der Fenestra infraorbitalis getrennt.	Hinterrand des Proc. palatinus (und der Palatina) frei.	Über (und an) dem freien Hinterrande des Proc. palatinus an der Fenestra infraorbitalis verbinden sich Jugale und Pterygoid.
48. Das Maxillare begrenzt die Choanen nicht.	Das Maxillare begrenzt die Choanen nicht oder nur wenig (s. S. 59, 64).	Das Maxillare begrenzt die Choanen.
49. Die Intermaxillaria bilden kaum einen Vorsprung in die Aperturarium externa.	Die Intermaxillaria bilden einen großen, charakteristischen Vorsprung nach oben.	Die Intermaxillaria springen nach unten vor und nicht nach oben.
50. Einbuchtungen in der Alveolarkante des Maxillares und Intermaxillares fehlen.	Tiefe Einbuchtungen, paarig in der Alveolarkante des Maxillares, unpaar zwischen den Intermaxillaria.	Flache Einbuchtung in der Alveolarkante des Maxillares.
51. Auf der Gaumenseite zwischen Intermaxillaria	Tiefe Grube auf der Gaumenseite zwischen In-	Tiefe Grube auf der Gaumenseite zwischen In-

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
und Vomer kaum eine Grube.	termaxillaria und Vomer für die nach oben vorspringende Unterkiefer-symphyse. Darin Lücke zwischen dem Oberrande der Intermaxillaria, die sich in den Hohlraum für die Nasenkapsel öffnet.	termaxillaria und Vomer für die nach oben vorspringende Unterkiefer-symphyse. Darin Lücke zwischen dem Oberrande der Intermaxillaria, die sich in den Hohlraum für die Nasenkapsel öffnet.
52. Foramen incisivum fehlt (s. S. 61).	Foramen incisivum fehlt.	Foramen incisivum zwischen Vomer und Inter-maxillare vorhanden.
53a. Wohl entwickelter knöcherner sekundärer Gaumen.	Kein sekundärer Gaumen.	Kein knöcherner, aber ein weicher sekundärer Gaumen.
53b. Vomer und Palatinum vor und unter den Choanen auf ein großes Stück verbunden.	Vomer und Palatinum vor den Choanen gerade noch (oder nicht mehr) verbunden.	Vomer und Palatinum vor und unter den Choanen nicht verbunden.
54. Foramen palatinum posterius fehlt.	Foramen palatinum posterius fehlt.	Foramen palatinum posterius vorhanden.
55. Unterkiefer mit breiter Kaufläche; vorn kleine, nach oben vorspringende Spitze.	Schneidender Unterkieferrand mit großer Spitze an der Symphyse.	Schneidender Unterkieferrand mit Spitze an der Symphyse.
56. Articulare verknöchert.	Knöchernes Articulare fehlt.	Articulare verknöchert.
57. Coronoid vorhanden.	Coronoid fehlt.	Coronoid vorhanden.
58. Kein Nervenloch etc. an der medialen Fläche von Angulare und Goniale.	Nervenkanal (V, 3) bzw. Sulcus im Angulare.	Nervenloch zwischen Angulare und Goniale.
59. Tiefer Sulcus cartilaginis Meckelii im Dentale.	Flacher Sulcus cartilaginis Meckelii im Dentale.	Flacher Sulcus cartilaginis Meckelii im Dentale.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
60. For. canalis alveolaris in der Mitte des halben Unterkiefers im Dentale.	For. canalis alveolaris ganz vorn im Dentale.	For. canalis alveolaris hinten im Dentale.
61. Verknöcherungsmodus des Zungenbeins bei allen drei Formen gleich (s. SIEBENROCK 1898, p. 428).		
Verknöcherung langsam; Cornu hyale länglich.	Verknöcherung sehr langsam; Cornu hyale länglich.	Verknöcherung rascher. (GEGENBAUR, 1898, I, p. 446) Cornu hyale im ganzen dreieckig.
62. Entoglossum gestreckt, oval, beim reifen Embryo schon gut entwickelt.	Kein Entoglossum.	Entoglossum herzförmig (SIEBENROCK, 1898, p. 431). Entwickelt sich sehr langsam; fehlt beim reifen Embryo.

## B. Merkmale im Chondrocranium.

Wenn Merkmale im Chondrocranium der reifen Embryonen hervorzuheben wären, die bereits bei den Ersatzknochen der Erwachsenen gebracht wurden, so werden sie hier nicht nochmals aufgeführt.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
63. Ohne seitliche Knorpelleisten an der vorderen Basalplatte.	Ohne seitliche Knorpelleisten an der vorderen Basalplatte.	Seitliche Knorpelleisten an der vorderen Basalplatte nach unten, vom Facialis durchbohrt (Proc. basiptyergoidei?).
64. Keine sekundären Knorpelplatten über dem Basisphenoid.	Dicke sekundäre Knorpelplatten über dem Basisphenoid.	Keine sekundären Knorpelplatten über dem Basisphenoid.
65. Tuberculum basale.	Tuberculum basale.	Tuberculum basale?
66. Canalis hypoperilymphaticus; enthält nur lockeres Bindegewebe.	Canalis hypoperilymphaticus, mit kleinen Venen.	Canalis hypoperilymphaticus; enthält nur lockeres Bindegewebe.



<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
67. Unregelmäßigkeiten und Differenzen im Verlaufe kleiner Gefäße an der Ohrkapsel s. S. 90 ff.		
68. Saccus endolymphaticus fehlt.	Saccus endolymphaticus fehlt.	Saccus endolymphaticus vorhanden.
69. Gefäßloch in der oberen lateralen Ohrkapselwand fehlt.	Gefäßloch in der oberen lateralen Ohrkapselwand vorhanden.	Gefäßloch in der oberen lateralen Ohrkapselwand fehlt.
70. Die Seitenwand des Cavum cranii zwischen Labyrinth- und Orbitalregion nicht unterbrochen.	Unterbrechung in der Seitenwand des Cavum cranii über dem Foramen prooticum.	Die Seitenwand des Cavum cranii zwischen Labyrinth- und Orbitalregion nicht unterbrochen.
71. <i>Chelonia</i> nimmt in diesem Punkte in vieler Hinsicht eine Art Mittelstellung zwischen <i>Dermochelys</i> und <i>Chelydra</i> ein.	Die einzelnen Teile sowohl des häutigen wie des knorpligen Labyrinths sind nicht sehr stark gegeneinander abgehoben.	Die einzelnen Teile sowohl des häutigen wie des knorpligen Labyrinths sind schärfer gegeneinander abgesetzt.
72. Fußplatte der Columella auris nicht geknickt.	Fußplatte der Columella auris nicht geknickt.	Unterer Teil der Fußplatte der Columella auris medianwärts umgeknickt.
73. Venenloch im Tectum cranii (zwischen den Ohrkapseln).	Ein Venenloch fehlt an dieser Stelle.	Ein Venenloch fehlt an dieser Stelle.
74. Das knorplige Tectum cranii ist bei Erwachsenen mäßig entwickelt.	Das knorplige Tectum cranii ist bei Erwachsenen außerordentlich stark entwickelt, beim Embryo dagegen kaum mehr als bei <i>Chelonia</i> .	Das knorplige Tectum cranii ist bei Erwachsenen sehr wenig entwickelt.
75. (Kein Parietalloch).	Ein Parietalloch (?) im knorpligen Tectum cranii.	Ein Parietalloch (?) im knorpligen Tectum cranii.
76. Die knorpligen Seitenwände der hinteren Orbitalregion sind namentlich in	Infolge des Fehlens der Descensus parietales sind die Seitenwände der hinte-	Die Seitenwände der hinteren Orbitalregion werden fast völlig durch

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
ihrem oberen Teile reduziert.	ren Orbitalregion sehr vollständig.	die knöchernen Descensus parietales gebildet.
77. Pilae prooticae vorhanden.	Pilae prooticae vorhanden.	Pilae prooticae fehlen schon beim reifen Embryo.
78. Intertrabecula, die den Hauptteil des Rostrum basisphenoidale der Erwachsenen bildet. Die Hypophyse liegt über dem Rostrum, vor der Hypophysengrube.	Intertrabecula nur embryonal vorhanden und später bis auf einen geringen Rest rückgebildet. Die Hypophyse liegt ähnlich der von <i>Chelonia</i> vor und über der Hypophysengrube.	Intertrabecula fehlt immer.
79. Asymmetrisches Verschmelzen der knorpligen Trabeculae mit der Intertrabecula beim Embryo.	Die Intertrabecula liegt beim Embryo symmetrisch zwischen den Trabeculae.	—
80. Hoher, nach hinten offener Spalt unter dem Subiculum infundibuli im Septum interorbitale.	Fenestra septi interorbitalis unter dem Subiculum infundibuli.	Flacher, nach hinten offener Spalt unter dem Subiculum infundibuli.
81. Foramen prooticum.	Foramen prooticum.	Foramen prooticum im Skelet fehlt.
82. Die embryonale Taenia supratrabecularis wird ganz rückgebildet.	Reste der embryonalen Taenia supratrabecularis bleiben bei Erwachsenen erhalten.	Die Taenia supratrabecularis fehlt bereits beim reifen Embryo ganz.
83. Durch Skelet abgegrenztes Cavum epiptericum.	Ein durch Skelet abgegrenztes Cavum epiptericum fehlt.	Ein durch Skelet abgegrenztes Cavum epiptericum fehlt (s. S. 122 ff.).
84. Plana suprasedalia mit dem Septum interorbitale beim Embryo einheitlich verschmolzen.	Plana suprasedalia vom Septum interorbitale beim Embryo auf ziemliche Erstreckung nahtweise getrennt.	Plana suprasedalia mit dem Septum interorbitale beim Embryo einheitlich verschmolzen.

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
85. Vorderes Septum interorbitale ohne Lücken.	Vorderes Septum interorbitale ohne Lücken.	Beim Embryo im vorderen Septum interorbitale Lücken.
86a. Einige unregelmäßige Foramina in den Plana supraseptalia.		Zahlreiche Unterbrechungen und Lücken in den Plana supraseptalia.
86b. Kein größeres Fenster in dem vorderen Plenum supraseptale.	Größeres Fenster in dem vorderen Plenum supraseptale.	
87. Pars olfactoria des Nasenraums durch Querwand scharf von der hauptsächlich davor gelegenen buchtigen Pars respiratoria gesondert.	Pars olfactoria durch Querwand scharf von der hauptsächlich davor gelegenen buchtigen Pars respiratoria gesondert.	Pars olfactoria von der davor und darunter gelegenen Pars respiratoria nur durch die Grenzfalten geschieden.
88. Ductus nasopharyngeus ohne Recessus.	Ductus nasopharyngeus ohne Recessus.	Blind geschlossener Recessus des Ductus nasopharyngeus.
89. Glandulae nasales externa et medialis fehlen.	Glandulae nasales externa et medialis fehlen.	Glandulae nasales externa et medialis vorhanden.
90. Auftreten von cavernösem Gewebe in den Wänden der Nasenhöhle.	Auftreten von cavernösem Gewebe; namentlich beim Erwachsenen in sehr starker Entwicklung.	Cavernöses Gewebefehl in der Nase.
91. Wohl ausgebildete Recessus inferiores in der Nasenhöhle; schwach geneigter, langer Ductus nasopharyngeus.	Stark reduzierte Recessus inferiores; steiler, kurzer Ductus nasopharyngeus.	Nasenlumen in diesem Punkte nicht mit den beiden anderen Arten vergleichbar.
92. Pränasalknorpel vorhanden.	Pränasalknorpel fehlt.	Pränasalknorpel vorhanden.
93. Pars paraseptalis dem Unterrande des Septum nasi dicht anliegend.	Pars paraseptalis vom Unterrande des Septums getrennt (s. S. 149).	Pars paraseptalis vom Unterrande des Septums durch Spalt getrennt.



<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
94. Langer Spalt zwischen Solum und Septum nasi vor dem Foramen praepalatinum.	Rest eines Spaltes zwischen Solum und Septum nasi vor dem Foramen praepalatinum.	Solum und Septum nasi vor dem Foramen praepalatinum einheitlich verbunden.
95. Fenestra septi nasi.	Fenestra septi nasi.	Fenestra septi nasi fehlt.
96. —	—	Eine scharf vorspringende knorpelige Querleiste am Septum über der Glandula nasalis medialis.
97. Sehr kleiner Choanenausschnitt.	Beim Embryo sehr großer, beim Erwachsenen kleinerer Choanenausschnitt.	Kleiner Choanenausschnitt.
98. Isolierter, unpaarer „Ethmopalatinknorpel“ (s. S. 152).	—	—
99. Kein Processus maxillaris posterior.	Processus maxillaris posterior.	Kein Processus maxillaris posterior.
100. Höher als der Unterrand des Septums ansteigende Teile des Bodens erstrecken sich auch vor das Foramen praepalatinum (s. S. 155, 156).	Wie <i>Chelonia</i> .	Vor dem Foramen praepalatinum schließt der Boden einfach an den Unterrand des Septums an.
101. Kleines, aber vollständiges Knorpeldach über dem hinteren Ductus nasopharyngeus, durch Zusammenfließen von Muschel- und Cartilago paraseptalis.	Kein Knorpeldach über dem Ductus nasopharyngeus.	Kein Knorpeldach über dem Ductus nasopharyngeus.
102. Breite Knorpelspannen aus Paries und Tectum um den Einführungsgang; geschlossene Fenestra narina.	Breite Knorpelspannen aus Solum und Tectum um den Einführungsgang; Reste der Paries; geschlossene Fenestra narina.	Knorpelspannen aus Solum und Tectum um den Einführungsgang. Fenestra narina nicht völlig knorpelig umrandet. Ganze Gestalt dieser Teile ziemlich verschieden von denen bei <i>Dermochelys</i> und <i>Chelydra</i> .

<i>Chelonia</i>	<i>Dermochelys</i>	<i>Chelydra</i>
103. Muschelleiste.	Muschelleiste.	Muschelwulst.
104. Paries am Ductus nasopharyngeus hinten ganzrandig.	Paries am Ductus nasopharyngeus hinten ganzrandig.	Einschnitt und Lücke in der hinteren, unteren Paries, außen von dem in 88 erwähnten Recessus.
105. Von Tectum und Paries ausgehende quere, vertikale Knorpelwand zwischen Recessus superior und Pars olfactoria.	Von Tectum und Paries ausgehende quere, vertikale Knorpelwand zwischen Recessus superior und Pars olfactoria.	Nur ein schwacher Knorpelwulst an entsprechender Stelle (da, wo die Grenzfalten sich vereinigen).
106. Cartilago sphenothmoidalis ausgebildet oder rudimentär.	Cartilago sphenothmoidalis gut ausgebildet.	Cartilago sphenothmoidalis fehlt ganz.
107. Je ein Paar Foramina für Nerven in Tectum und Paries nasi.	Zahlreiche Foramina in Tectum und Paries nasi.	Je ein Paar Foramina für Nerven in Tectum und Paries nasi.
108. Planum antorbitale reduziert.	Planum antorbitale wohl ausgebildet.	Planum antorbitale wohl ausgebildet.
109. Ramus ethmoidalis n. trigemini tritt durch die Fissura orbitonasalis in die Nasenkapsel.	Embryonal findet sich bei A und B ein besonderes Foramen für den Ramus lateralis dieses Nervenastes, bei B auch ein Foramen für den Ramus medialis; bei der Erwachsenen (VII) ließen sich die Verhältnisse nicht feststellen.	Ramus ethmoidalis n. trigemini tritt durch die Fissura orbitonasalis in die Nasenkapsel.
110. Ein am Parietalpfeiler aufwärts ziehender Haken des Processus pterygoideus des Quadratum, in dem das Epipterygoid verknöchert.	Der Processus pterygoideus des Quadratum bleibt dauernd knorpelig und weist einen knorpeligen Höcker auf.	Wie <i>Chelonia</i> .

## V. Zur systematischen Stellung von *Dermochelys coriacea*.

Fassen wir die gefundenen Besonderheiten des Kopfskelets von *Dermochelys* noch einmal kurz zusammen, um sie auf ihre Abhängigkeit voneinander und auf ihren wahrscheinlichen phylogenetischen Wert zu prüfen.

Wir haben *Dermochelys* mit *Chelonia*, einer Meeresschildkröte, verglichen und weiter *Chelydra*, eine Süßwasserschildkröte, herangezogen, möglicherweise einen in manchem primitiven Typus, der aber dann nach WIELAND (1906, p. 294) Spezialisierungen zeigt nach einer Richtung hin, der auch die Spezialisierung der Ahnen der marinen Schildkröten folgte. Wir hätten so Konvergenzen zwischen dem Kopfskelet von *Chelydra* und dem unserer Seeschildkröten zu erwarten, noch viel weitergehendere Konvergenzen aber zwischen letzteren selbst als Folge der marinen Lebensweise. Ihre Erkennung ist von größter Wichtigkeit für die Frage, ob *Dermochelys* und *Chelonia* verwandt sind und in welchem Grade sie verwandt sind. Es muß unsere erste Aufgabe sein, alle Konvergenzen, soweit sie als solche erkennbar sind, ja auch diejenigen Ähnlichkeiten im Bau der Schädel, die eventuell durch Konvergenz entstanden sein könnten, auszuschalten, da sie als Merkmale für eine Blutsverwandtschaft keinen Wert haben. — *Dermochelys* und *Chelonia* sind zwar beide marin, aber die Art ihrer Ernährung ist ganz verschieden (DOLLO 1903, p. 29); auch lassen Anzeichen, die im folgenden ihre Besprechung finden werden, darauf schließen, daß *Dermochelys* eine weitergehende Umformung durch das Meeresleben erfahren hat, sei es, daß sie sich schneller umbilden konnte, sei es, daß ihre Gattung ein längeres Meeresleben hinter sich hat als die Gattung *Chelonia*. Das mußte eine Reihe von Unterschieden mit sich bringen, Divergenzen, die sich bei *Dermochelys* nur infolge der schnelleren Umbildungsfähigkeit oder des längeren Meereslebens entwickelt haben und die deshalb nur für die Frage in Betracht kommen können, inwieweit sich *Dermochelys* und *Chelonia* heute in ihren morphologischen Charakteren unterscheiden, weniger aber, kaum mehr als die Konvergenzen für die Kernfrage, inwieweit *Dermochelys* gerade mit *Chelonia* phyletisch zusammengehört. Dafür müssen in erster Linie solche Eigenschaften herangezogen werden, die sich nicht durch verhältnismäßig neue Anpassung herausgebildet haben können. Haben wir die Konvergenzen und die „rezenten“ Divergenzen, soweit sie für uns erkennbar sind, ausgeschieden, so



können wir das, was bleibt, weiter prüfen: ob wir Anzeichen für eine Verwandtschaft von *Dermochelys* mit *Chelonia* haben oder vielleicht mit einer anderen Schildkröte, eventuell mit der daraufhin untersuchten *Chelydra*; ferner, inwieweit die Eigentümlichkeiten, in denen sich *Dermochelys* und *Chelonia* voneinander unterscheiden, eine systematische Trennung beider Formen bedingen, und schließlich, was sich aus alledem für die Stellung von *Chelonia* und *Dermochelys* in einem natürlichen Systeme der Schildkröten ergibt.

Beginnen wir mit den Merkmalen, deren Auftreten durch die Lebensweise bedingt ist, der möglichen Konvergenzen und der oben charakterisierten Divergenzen. Am auffallendsten gegenüber Cheloniiden und Chelydriden und wohl gegenüber allen anderen Schildkröten ist die starke Beteiligung von Knorpel am Kopfskelet von *Dermochelys*. Der Knorpel ist einmal da als Rest des Primordialcraniums erhalten, wo er bei anderen Schildkröten nicht mehr vorhanden ist, dann aber kann er sich auch im zunehmenden Alter über den Bereich des Primordialcraniums hinaus sekundär vermehrt haben. Hierher sind eine Reihe auffallender Merkmale am *Dermochelys*-Schädel zu rechnen: Der großenteils knorplige Condylus occipitalis, (1)<sup>1)</sup> die knorplig bleibende mediane Labyrinthwand (10, 15, 17), die knorplige Verbindung von Opisthoticum und Squamosum (13), die außerordentliche Vollständigkeit des knorpligen Septum interorbitale (85), des knorpligen Tectum cranii (74) und der Plana suprasedalia (76) in der Orbitalregion bei Erwachsenen. Darin einbegriffen ist auch die Ausbildung der Pila prootica (77), der Taenia supratrabecularis (82) und des Foramen prooticum (81). Dann fehlt bei *Dermochelys* zeitlebens ein verknöchertes Articulare (56), und das Zungenbein verknöchert sehr langsam (61). Auch in Kleinigkeiten läßt sich die Tendenz, den embryonalen Knorpel an Stelle von Ersatzknochen zu erhalten, erkennen, so in den Knorpelresten, die die Pessuli im Labyrinth vervollständigen, in den Knorpelresten zwischen Basioccipitale und Basisphenoid und auch darin, daß für den Nervus abducens nur eine Incisur zustande kommt, die durch Knorpel vervollständigt wird, nicht aber ein geschlossenes Foramen im Knochen wie bei Cheloniiden und Chelydriden.

Der Grund für diesen Reichtum an Knorpel im Kopfskelet von

---

1) Die hier angegebenen arabischen Ziffern beziehen sich auf die Nummern der Merkmale in der vorhergegangenen Tabelle.

*Dermochelys* ist wahrscheinlich in dem Einflusse des Meereslebens zu suchen, denn es ist eine allgemeine Erfahrung, daß bei Meerestieren eine starke Vermehrung des Knorpels eingetreten ist (z. B. bei Ichthyosauriern). Eine Bestätigung findet diese Ansicht darin, daß sich auch bei den pelagischen Cheloniiden der Knorpel auf Kosten des Knochens vermehrt hat, im Gegensatz zu den Sümpfe und Süßwasserseen bewohnenden Chelydriden. Damit ist eine Reihe von Ähnlichkeiten zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* bedingt, die also auf Konvergenz beruhen können. Bei *Chelonia* findet sich ein nicht unerheblicher Knorpelüberzug über dem Condylus occipitalis, die mediane Ohrkapselwand ist in derselben Ausdehnung knorplig. Während das knorplige Dach bei *Chelonia* im Vergleiche mit *Dermochelys* schwach ausgebildet wird, sind das Septum und die Wände des Cavum cranii in der Orbitalregion ebenfalls sehr vollständig; in letzterer ist die Pila prootica, die *Chelydra* abgeht, vorhanden wie bei *Dermochelys* und dadurch ein Foramen prooticum; embryonal findet sich eine Taenia supratrabecularis, ebenfalls wie bei *Dermochelys* (82). Wie schon BAUR (1889a, p. 188) richtig bemerkt, beginnt auch bei *Chelonia* bereits eine Loslösung des knöchernen Opisthoticum vom Squamosum bemerkbar zu werden<sup>1)</sup>, und das knöcherne Articulare ist von geringer Mächtigkeit.

Bei *Dermochelys* trifft mit der Vollständigkeit des Daches und der Seitenwände des Chondrocraniums in der hinteren Orbitalregion (74, 76) ein Verlust der sonst für Schildkröten so charakteristischen Descensus parietales zusammen (40). Dadurch sind eine Reihe weiterer Unterschiede gegenüber anderen Vertretern der Ordnung bedingt: das Fehlen des Foramen sphenoidale (30), der aufsteigenden Fortsätze des Pterygoids (29), eines knöchernen Epipterygoids (31) und der Verbindung des Parietales mit dem Prooticum (16). Daß aber die Descensus parietales nicht ursprünglich fehlen, dagegen spricht allgemein der Schildkrötencharakter von *Dermochelys*, im speziellen dann das Verhalten des knorpligen Processus pterygoides (110), die freilich geringen Reste der Descensus parietales und der aufsteigenden Leisten im Pterygoid (VAN BEMMELEN's „Knochenaus-

---

1) Es handelt sich hier bei *Dermochelys* (und *Chelonia*) sehr wahrscheinlich nur um eine unvollständige Verknöcherung und nicht um eine primitive lockere Verbindung des Processus paroticus mit dem Squamosum wie bei *Sphenodon* und den Lacertiliern, denn bei allen übrigen Schildkröten findet sich eine feste, nahtweise Verbindung (SIEBENROCK 1897, p. 257).

wüchse“, 1896 b), die in diesem Zusammenhange so gedeutet werden müssen, und das Fehlen einer Verbindung des Knorpeldaches mit den Seitenwänden im Chondrocranium in der Gegend, wo bei *Chelonia* die Parietalpfeiler auftreten; dieses Verhalten hat der Embryo von *Dermochelys* noch mit dem von *Chelonia* gemein. Ferner zeigt die oberoligocäne *Pseudosphargis ingens* (DAMES 1894, p. 209), die nach allen sonstigen Merkmalen sicher zu den Dermochelyden zu rechnen ist, die Descensus parietales in typischer Ausbildung wie bei Cheloniiden, aber auch im Verhältnis zur Massigkeit des Schädels schon sehr reduziert.<sup>1)</sup> Schließlich sind auch bei den rezenten Cheloniiden die Descensus parietales gegenüber anderen Schildkröten (*Chelydra* z. B.) schwächer entwickelt, wie BAUR bereits angibt (1889a, p. 188).

Die vermehrte Ausbildung von Knorpel im Kopfskelet, die aber wohl zu unterscheiden ist von noch erhaltenen Resten primitiver Zustände im Chondrocranium, auf die ich noch kommen werde, bedingt so einmal bei Dermochelyden ziemliche Annäherungen an das Kopfskelet der Cheloniiden, steht aber andererseits auch in Zusammenhang mit der Ausbildung eines Unterschiedes, der *Dermochelys* von allen rezenten Vertretern ihrer Ordnung trennt, mit dem Fehlen der Descensus parietales. Sowohl diese Anklänge wie der Unterschied sind, wie man vermuten darf, durch eine Umformung infolge der Lebensbedingungen im Meere gegeben und verlieren dadurch als Beweis für phylogenetische Beziehungen zwischen beiden Formen sehr an Wert.

Schwierig zu deuten sind die eigentümlichen Knorpelplatten (64), die sich bei *Dermochelys* über der Basalplatte finden. Sie haben jedenfalls mit dem Primordialcranium nichts zu tun, sondern sind eine sekundäre Bildung (s. S. 82 ff.). Inwieweit sie und das zu ihnen gehörige Tuberculum basale, das auch bei *Chelonia*, wo Knorpelplatten fehlen, auftritt und anscheinend auch bei *Chelydra* angedeutet ist, als eine Knorpelvermehrung, als die Begleiterscheinung eines langen Meereslebens, aufzufassen sind, wird schwer zu sagen sein. Eine primitive Besonderheit von *Dermochelys* wird man in den Platten schwerlich sehen können.

---

1) Daneben müssen zu jener Zeit aber auch bereits Formen vorhanden gewesen sein, bei denen ein Verlust der Descensus parietales eingetreten war, denn die mitteleocäne *Eosphargis gigas* hat nach LYDEKKER (1889, p. 240) sicher keine Descensus parietales.



Als eine Konvergenz bei *Dermochelys* und *Chelonia* ist vielleicht das Fehlen des *Saccus endolymphaticus* (68) zu deuten. Sicherer ist auch hierüber nicht anzugeben.

Die Verzögerung der Verknöcherung bei *Dermochelys* infolge des Einflusses des Meereslebens hatte aber nicht nur zur Folge, daß der Knochen an Stellen, wo dies angängig war, durch Knorpel vertreten wurde, sondern es finden sich auch Anzeichen dafür, daß eine Reduktion des Knochens an einigen Stellen des Schädels von *Dermochelys* eingetreten ist, ohne daß ein Ersatz dafür geschaffen wurde; dasselbe ist in geringerem Maße auch bei *Chelonia* der Fall.

So findet sich bei *Dermochelys* nur eine Incisur für die Vena jugularis interna (7) und ebenso bei *Chelonia*, während bei den Chelydriden immer ein geschlossenes Foramen vorhanden ist. Auch die Carotis ist bei *Dermochelys* sehr wenig von Knochen umgrenzt; jedoch ist es möglich, daß hier primitive Verhältnisse vorliegen, da in diesem Punkte vielleicht mehr Anklänge an Chelydriden vorhanden sind (29) und nicht an Cheloniiden, wo dann dasselbe angestrebt sein müßte, aber gerade im Gegenteil ein sehr geschlossener Carotiskanal vorhanden ist. Fraglich ist, ob bei *Dermochelys* der freie Hinterrand des Palatinums und des Processus palatinus des Maxillares (47b) auf die Tendenz, Knochen rückzubilden, zurückzuführen ist; dadurch werden auch die in 27, 37, 47a angeführten Merkmale hervorgerufen, in denen sich *Dermochelys* von Cheloniiden und Chelydriden unterscheidet. Bei den Cheloniiden machen sich (s. BAUR, 1889a, p. 188) auch Bestrebungen geltend, die den Hinterrand der Palatina freimachen und Jugale und Pterygoid trennen wollen, und dies spricht dafür, daß an dieser Stelle Knochen rückgebildet werden kann. Hierher ist jedenfalls auch die Reduktion des Processus ectopterygoideus (26) zu rechnen, der bei *Dermochelys* ganz fehlt und bei *Chelonia* nur rudimentär vorhanden ist, während er bei Chelydriden sehr kräftig ausgebildet wird. Ebenfalls in diese Rubrik gehört die Lösung der Verbindung zwischen Exoccipitale und Pterygoid am Tuberculum basioccipitale (8), die bei Cheloniiden nur knapp erreicht ist, während bei Chelydriden eine lange Naht besteht, und wahrscheinlich auch die Anteilnahme des Basioccipitales an der Umgrenzung des Foramen magnum bei *Dermochelys* (2), was öfter auch bei Cheloniiden (SIEBENROCK, 1897, p. 252), nie aber bei den Chelydriden oder anderen Schildkröten eintritt; möglicherweise könnte hier aber auch ein primitives Verhalten vorliegen. Ferner wird die Reduktion der Crista supraoccipitalis (9) hier eingereiht werden

müssen, die bei den Chelydriden sehr stark, bei *Dermochelys* aber kaum ausgebildet ist, während *Chelonia* die Mitte hält. Daß eine Verbindung des Vomers mit den Vertikalplatten der Praefrontalia bei *Dermochelys* unterbleibt (45), könnte wohl teilweise auch auf dem Bestreben beruhen, die Knochenmasse zu verringern; primitiv ist diese Trennung bei *Dermochelys* sicher nicht, denn dagegen sprechen die zu den Platten aufstrebenden Fortsätze des Vomers, die sie aber nicht erreichen. — Die bei den Cheloniiden scharf gerandete Rinne an der Unterseite der Frontalia für die Lobi olfactorii, die auch bei den Chelydriden vorhanden ist, ist bei *Dermochelys* dadurch, daß die knorpligen Plana suprasedalia ihre Aufgabe übernehmen, nicht ausgebildet. Auch die Reduktion der Parietalfächer kann hier nochmals angeführt werden, da nicht mit Sicherheit zu sagen ist, ob die (sekundär) vollständigen Seitenwände des Chondrocraniums den Anstoß dazu gaben, daß die Descensus parietales als überflüssig rückgebildet wurden, oder ob die Reduktion des Knochens die Vervollständigung der Knorpelwand bedingte. Wahrscheinlich haben hier beide Tendenzen zusammengewirkt.

Wenn man die erwähnten Merkmale von *Dermochelys* auf das Bestreben zurückführt, die Menge des schweren, starren Knochens zu unterdrücken, so kann man dem das außerordentlich dicke Schädeldach entgegenhalten. Diese Erscheinung wird aber dadurch erklärt, daß bei *Dermochelys* eine feste Decke für das Gehirn und die Sinnesorgane nötig ist, da Hornschilder ganz fehlen und da sie bei den in ihrer Gestalt festgelegten Deckknochen der Schädelloberseite nicht ganz in der Art zu erreichen war wie auf der Gaumenseite, wo eine widerstandsfähige Knochenfläche durch das feste In- und Übereinandergreifen der Elemente hergestellt wird.

Das Schädeldach von *Dermochelys* und *Chelonia* ist durch seine ganz geschlossene Temporaldecke das vollständigste Schädeldach bei allen lebenden Schildkröten, und hauptsächlich darauf beruht die große Ähnlichkeit beider Schädel auf den ersten Anblick hin. Und auch hierin dürfen wir wohl eine sekundäre Anpassung an das Meeresleben, eine feste Decke gegen den Anprall des Wassers beim Schwimmen sehen, jedenfalls für ein Temporaldach von dieser Ausdehnung. Daß es in der Ausbildung, wie es unsere Schildkröten aufweisen, primitiv ist und in Beziehung steht zu dem primitiven Temporaldach der Stegocephalen (und Cotylosaurier), hat BAUR (1894, p. 316; 1896b, p. 563, 564) angegeben; seine Ansicht haben in neuerer Zeit RABL (1903, p. 167; 1910, p. 78, 138) und FUCHS (1907a,

p. 445; 1909, p. 143) wieder aufgenommen. Im Hinblick auf die bei allen Landschildkröten verbreitete mehr oder minder offene Temporalgrube und auf die Tatsache, daß die Seeschildkröten von Landtieren und zwar von Landschildkröten abstammen, wie das ihre Extremitäten, ihr Panzer, überhaupt ihre ganze Organisation genugsam beweisen, möchte ich mich eher der Ansicht VAN BEMMELEN'S anschließen, der das vollständige Schläfendach von *Dermochelys* und den Cheloniiden aus einem mehr unvollständigen herleitet (1895, p. 328). Daß alte Formen, die BAUR gegen VAN BEMMELEN anführt, wie *Compsemys plicatula* (nach HAY eine Pleurodire, nach ZITTEL eine Chelydride) aus dem Jura, oder *Rhinochelys* (eine Pleurodire nach ZITTEL) aus dem Gault ein vollständiges Temporaldach haben, beweist nicht, daß ein solches primitiv ist, denn diese beiden sind wahrscheinlich Wasserbewohner gewesen und ihrerseits diesem Leben wohl wieder angepaßt; auch geht der Schildkrötenstamm sicher viel weiter zurück als bis in den Jura.

Gegen die Ursprünglichkeit des Schläfendaches von *Dermochelys* und *Chelonia* scheint mir auch seine Zusammensetzung zu sprechen; es enthält viel weniger Knochenelemente als das der Cotylosaurier und Stegocephalen. Außerdem ist innerhalb des Schildkrötenstammes eine Parallele zu dieser Entwicklung eines Schläfenpanzers durch den Einfluß des Meereslebens bekannt. Die den Emyden nahestehende *Thalassemys marina* aus dem weißen Jura Württembergs zeigt nach FRAAS (1902, p. 100) eine beginnende Überdachung der Temporalgrube, neben anderen Anpassungserscheinungen an das marine Leben.

Mit der Ausbildung des Schläfendaches bei *Dermochelys* ist eine Rückbildung des Processus squamosus Hand in Hand gegangen: dieser tritt einmal durch die Vervollständigung des Daches zwischen Supraoccipitale und Squamosum nicht mehr so auffallend aus dem Schädel heraus wie bei Formen mit weniger ausgedehntem Schläfendach (*Chelydridae*), dann ist er aber auch als eigentlicher Processus reduziert, am weitesten diesmal bei *Chelonia*.

Damit hätten wir die wesentlichsten Konvergenzen und diejenigen Divergenzen kennen gelernt, die bei den Schädeln von *Chelonia* und *Dermochelys* als sichere oder mögliche Folge der Lebensweise bei der Diskussion phylogenetischer Fragen nur mit äußerster Vorsicht zu verwerten sind. Jedoch ergibt sich aus fast allen angeführten Merkmalen, daß *Dermochelys* in der Spezialisierung für das pelagische Leben sehr viel weiter gegangen ist als *Chelonia*,



was eine Reihe auffallender, wenn auch nicht prinzipieller Unterschiede bedingt. Es sind, wie schon erwähnt, zwei Ursachen dafür denkbar; keine von ihnen ist streng zu beweisen. Einmal kann sich die Gattung *Dermochelys* oder ihre direkten Vorgänger viel früher dem pelagischen Leben zugewandt haben als die Cheloniiden. Sind aber beide Gattungen zu ungefähr gleicher Zeit marin geworden, so muß man für *Dermochelys* eine sehr viel größere Umbildungsfähigkeit annehmen, was auch möglich erscheint. Fassen wir nun zunächst die Anzeichen ins Auge, die für nähere Beziehungen zwischen *Chelonia* und *Dermochelys* sprechen. Am wichtigsten ist hier das Verhalten des Munddachs und der Nase, worauf schon oben hingewiesen wurde. Nach DOLLO (1903) hat sich das einfache Munddach von *Dermochelys* aus einem doppelten vom Typus der *Chelonia* heraus entwickelt, dieselbe Umbildung, die innerhalb der Cheloniiden *Eochelone brabantica* (aus dem mittleren Eocän) zeigt; darauf weisen auch noch eigenartige Verhältnisse an dem sekundär einfachen Munddache von *Dermochelys* hin, so vor allem dieselbe Umgrenzung der inneren Nasenöffnungen wie bei *Chelonia*, indem Palatinum und Vomer allein die jetzt vordere, früher untere Grenze bilden (48, 53); ferner weist das Verhalten des Vomers darauf hin, der eine rudimentäre Pars descendens zeigt und an seinem Vorderende mit einer Verbreiterung zu den im Seitenrande der inneren Nasenöffnungen gelegenen Fortsätzen des Palatinums strebt. Letzterer Knochen zeigt außer dieser Verlängerung noch in der Form einer schwachen Knochenfalte wahrscheinlich die Stelle, wo sein Processus palatinus in dem alten sekundären Gaumen ausging. Bei *Chelydra* findet sich die Verlängerung der Palatina an dem ganzen Seitenrande der inneren Nasenöffnungen entlang nicht; das Maxillare begrenzt diese Öffnungen dadurch in großer Ausdehnung, die hier wahrscheinlich in der Lage weit vorn ein primitives Verhalten aufweisen, wie dies auch DOLLO (1903) und FUCHS (1907) annehmen. Durch die Verlagerung und Vergrößerung der inneren Nasenöffnungen am Schädel ist bei *Dermochelys* das Foramen nasopalatinum im Skelet (44) in Wegfall gekommen, das *Chelonia*, *Chelydra* und viele andere (SIEBENROCK, 1897, p. 278) aufweisen. Einen ausgezeichneten Beweis dafür, daß die Verlagerung der inneren Nasenöffnungen in der angegebenen Weise vor sich ging, liefert das Verhalten des Nasenlumens. Dieses weist bei *Dermochelys* im ganzen dieselben Eigentümlichkeiten wie bei *Chelonia* auf. Aber die Achse der Nasenhöhle, die bei unseren Schildkröten durch die Verbindungslinie

Apertura narium externa — innere Nasenöffnung gegeben ist, ist bei *Dermochelys* auffallend steil gestellt, namentlich gegenüber *Chelonia*. Damit läuft bei *Dermochelys* auch der Ductus nasopharyngeus sowie der Boden der Pars respiratoria sehr steil aufwärts. Letzterer enthält infolgedessen bei *Dermochelys* den bei *Chelonia* gesonderten Recessus inferior (91), dessen Lage aber noch auf der medialen Seite durch eine Einbuchtung gekennzeichnet ist.

Wir haben damit einen wichtigen Unterschied zwischen der *Dermochelys*- und *Chelonia*-Nase kennen gelernt, der aber durch die Verschiebung der inneren Nasenöffnungen nach vorn bei ersterer Art bedingt wird und damit seine Erklärung findet. Die Ableitung der *Dermochelys*-Nase von einem *Chelonia*-artigen Nasentyp wird durch diesen Unterschied nicht erschwert, vielmehr bestätigt.

Vergleichen wir aber jetzt zunächst den Bau der Nasen von *Chelonia* und *Dermochelys*. Wir finden da eine große Reihe von Ähnlichkeiten. So fehlt ein blindgeschlossener Recessus des Ductus nasopharyngeus (88) sowohl *Dermochelys* wie *Chelonia*, während er *Chelydra* und anderen Formen zukommt. Weiter stimmen *Dermochelys* und *Chelonia* in den Weichteilen der Nase darin überein, daß beiden die Glandulae nasales externa et medialis fehlen (89)<sup>1)</sup> und daß sich cavernöses Gewebe am Platze der letzteren und an anderen Stellen findet. — *Chelydra*, *Emys* und *Testudo*, Vertreter ganz verschiedener Familien, zeigen immerhin ziemliche Ähnlichkeit untereinander, was die Nasenhöhle angeht. Gegen diese sind *Dermochelys* und *Chelonia* scharf geschieden durch die starke Ausbildung der Recessus in der Pars respiratoria und die Lagerung dieser zur Pars olfactoria (87); nur *Chelydra* zeigt in manchem Andeutungen, die eine Homologisierung der Abschnitte in der Nase der beiden Seeschildkröten mit denen der anderen bekannten Formen ermöglichen, eine Bestätigung der Anschauungen WIELAND'S (s. S. 183) über *Chelydra*. Gegen die anderen Schildkröten, über deren Geruchsorgan Untersuchungen und Angaben vorliegen, wie Emyden, Testudiniden und Trionychiden (SEYDEL, 1896; HOFFMANN, 1890), sind *Dermochelys* und *Chelonia* hinsichtlich dieses Punktes ganz isoliert.

Die Nasenkapsel von *Dermochelys* ist wie die Nasenhöhle mit ihren Weichteilen ebenfalls ihrem ganzen Plane nach gleich der von *Chelonia*, während *Chelydra* von beiden abweicht. Im einzelnen nähern sich *Dermochelys* und *Chelonia* vor allem in der Ausgestaltung

---

1) Vgl. Anm. S. 192.

der Muschelleiste (103).<sup>1)</sup> während *Chelydra* (und *Testudo* und in geringerem Maße auch *Emys* und *Chrysemys*) einen knorpligen Muschelwulst haben, dann in der Ausbildung der vertikalen Querwand zwischen Pars olfactoria und Recessus superior (105), ferner in der völlig knorpligen Umrahmung der Fenestra narina und des Einführungsganges (102), die ja zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* Differenzen aufweist, aber bei beiden ähnlicher ist als die entsprechende Umrahmung von *Chelydra* einer von beiden, weiter in dem Fehlen eines Einschnittes in die hintere untere Paries (104) und schließlich in der Fenestra septi nasi (95).

Wir finden also einen ähnlichen spezialisierten Bau der Nasenhöhle bei *Dermochelys* und *Chelonia*, und wir müssen beide auf einen gemeinsamen Ausgangszustand zurückführen. Nur steht infolge der Lage der inneren Nasenöffnung weit vorn die durch diese und die äußere Nasenöffnung gelegte Achse bei *Dermochelys* ungewöhnlich steil, viel steiler nicht nur als bei *Chelonia*, sondern auch steiler als bei den meisten anderen Reptilien; die Nasenhöhle ist bei *Dermochelys* im Vergleich zur Höhe sehr kurz. Die steile Stellung der Nasenachse dokumentiert sich durch ihr isoliertes Vorkommen eher als sekundär denn als primitiv. Die Nasenhöhle von *Dermochelys* sieht ganz aus wie eine unter Verschiebung der inneren Nasenöffnungen nach vorn ungewöhnlich verkürzte Nasenhöhle einer *Chelonia*; dafür sprechen auch verschiedene Einzelheiten. Also weist die Beschaffenheit der Nasenhöhle von *Dermochelys* in derselben Richtung wie die Umgrenzung der inneren Nasenöffnungen durch Palatinfortsätze und Vomer, nämlich daraufhin, daß die Lage der inneren Nasenöffnung bei *Dermochelys* durchaus sekundär ist, wie wir schon früher gesehen haben. Die Stammformen von *Dermochelys* standen in dieser Beziehung *Chelonia* viel näher; sie hatten noch den typischen,

1) Das Fehlen der Glandulae nasales (und auch das Auftreten des cavernösen Gewebes) kann sehr wohl auch auf Konvergenz beruhen, und man könnte annehmen, daß durch das Verschwinden der Glandula nasalis externa die Möglichkeit zur Bildung der Muschelleiste aus einem Muschelwulste gegeben wäre, daß also auch die Muschelleiste bei beiden eine Konvergenzerscheinung wäre. Dies ist möglich, erscheint aber deshalb unwahrscheinlich, weil dazu die Annahme eines sehr weitgehenden Einflusses der Drüse auf die Ausbildung des Skelets nötig wäre; wenn bei der Bildung der Muschelleiste das Verschwinden der Glandula nasalis externa immerhin eine Rolle gespielt haben mag, so wird es doch schwerlich die alleinige Ursache für die Ausbildung der Muschelleiste gewesen sein.



wie bei *Chelonia* durch Vomer und Palatinum gebildeten sekundären knöchernen Gaumen.

Doch wäre es voreilig, aus dem Gesagten ohne weiteres zu schließen, daß aus den Verhältnissen der Nasenkapsel bei *Chelonia* die von *Dermochelys* so direkt abzuleiten seien, wie man dies bei dem knöchernen Gaumen kann. Denn es mahnen, wie schon gesagt, einige an sich unwesentliche Differenzen zwischen der Nasenkapsel von *Dermochelys* und *Chelonia* zur Vorsicht. So ist eine Cartilago sphenoethmoidalis (106), wie ihre Verbreitung bei *Lacerta*, *Emys* und *Testudo* und namentlich bei *Sphenodon* zeigt, sicher primitiv. Sie ist bei *Dermochelys* immer in guter Ausbildung vorhanden, während sie beim *Chelonia*-Embryo nur in Rudimenten auftritt. Diese bei *Chelonia* anscheinend beginnende Rückbildung dürfte, wie bei *Chelydra*, bei der die Cartilago sphenoethmoidalis fehlt, mit der starken Ausbildung der nach unten gehenden Leisten der Frontalia und Praefrontalia in Zusammenhang stehen. — Bei *Dermochelys* findet sich wie bei *Sphenodon*, *Lacerta*, *Emys*, *Testudo* und *Chelydra* ein ausgedehnteres von der Paries aus median umgebogenes Planum antorbitale (108); dies dürfte also primitiver sein als die Reduktion der Plana von *Chelonia*. Der Unterschied zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* wird wahrscheinlich durch die stärkere Ausbildung der Vertikalplatten der Praefrontalia bei *Chelonia* bedingt sein. Auf primitivere Verhältnisse scheint auch die Loslösung der hinteren Nasenkapsel mit der Pars paraseptalis vom Septum nasi bei *Dermochelys* (93) zu deuten; sie findet sich auch bei *Sphenodon*, *Lacerta*, *Emys* und *Chelydra*. — Bei *Chelonia* trennt ein langer Spalt vor dem Foramen praepalatinum das Solum nasi vom Septum (94), der *Dermochelys*, aber auch *Emys*, *Testudo* und *Chelydra* fehlt. Wie schon angedeutet (S. 155), ist es wohl möglich, daß er bei *Dermochelys* nur sekundär fehlt, da anscheinend Reste davon vorhanden sind, und auch die Pars paraseptalis vor dem Foramen praepalatinum bei *Dermochelys* (100) weist darauf hin. — Auffallend gegenüber *Chelonia* ist der lange Choanenausschnitt von *Dermochelys* (97), der sich schwächer bei *Lacerta*, *Emys* und *Chelydra* findet, bei *Chelonia* aber fast gar nicht, was vielleicht mit der Ausbildung des langen Ductus nasopharyngeus bei letzterer zusammenhängt, ebenso wie auch das völlig geschlossene Knorpeldach über dem hinteren Ductus nasopharyngeus (101). Ob der genannte Ausschnitt bei *Dermochelys* in seiner ganzen Ausdehnung primitiv oder sekundär ist, läßt sich schwer sagen; ich neige zu letzterer Ansicht; der steiler werdende Ductus nasopharyn-

geus kann die Ursache für die Aufspaltung des Bodens sein. Aber damit möchte ich natürlich keineswegs behaupten, daß der Choanenausschnitt beim Embryo von *Dermochelys* völlig sekundär sei und von einem Zustande, wie ihn heute etwa *Chelonia* aufweist, abzuleiten ist. Vielmehr wird nach der Verbreitung dieser Bildung seine Anlage primitiv sein; bei *Chelonia* ist der Choanenausschnitt sekundär fast völlig verloren gegangen, bei *Dermochelys* dagegen hat er sich sekundär vergrößert.<sup>1)</sup> — Primitiv sind bei *Dermochelys* jedenfalls auch die Reste des Processus maxillaris posterior (99), der sonst bei Schildkröten bis jetzt nicht gefunden wurde, wohl aber bei *Sphenodon* und *Lacerta*. — Welche Bedeutung dem Pränasalknorpel PARKER's bei *Chelonia* (und *Chelydra*, 92) zukommt, ist fraglich; er fehlt bei *Dermochelys* ganz. Ebenso fehlt mir eine Deutung für den „Ethmopalatinknorpel“ bei *Chelonia* (98), und zur Beantwortung der Frage, ob bei *Dermochelys* das Auftreten der zahlreichen Foramina in Paries und Tectum nasi (107) und der isolierten Foramina für den Nasenast des Trigeminus (109) einen für Schildkröten primitiven oder sekundären Befund darstellen, fehlt mir so ziemlich jeder Anhalt.

Wir sehen, daß die Nasen von *Dermochelys* und *Chelonia* sowohl in Lumen und Weichteilen wie im Skelet außerordentlich auffällende Ähnlichkeiten aufweisen, die auch im Detail soweit gehen, daß man sie nur schwer als Konvergenzen auffassen kann. Zwischen den beiden Seeschildkröten bestehen hier nähere Beziehungen, das kann man im Hinblick auf alles Angeführte ruhig behaupten; aber man kann die Nase von *Dermochelys* nicht von der von *Chelonia* ableiten, denn dagegen sprechen eine Reihe primitiver Merkmale bei *Dermochelys*, die *Chelonia* nicht mehr oder nicht mehr in demselben Grade aufweist. Die umgekehrte Ableitung *Chelonia* von *Dermochelys* ist durch die in 91 sowie in 94 und 100 angeführten Verhältnisse unmöglich, in denen *Chelonia* allem Augenscheine nach ursprünglicher ist als *Dermochelys*. Auch wäre diese Ableitung mit der gegebenen Deutung des *Dermochelys*-Gaumens nicht in Einklang zu bringen. — Denken wir uns eine gemeinsame Ausgangsform der Nase, so müßte sie aufweisen: das buchtige Lumen mit namentlich durch die Muschelleiste gesonderter Pars olfactoria, eine Pars respiratoria mit Recessus superior, inferior und medialis, einen Ductus nasopharyngeus ohne Recessus,

1) Den großen Choanenausschnitt bei *Dermochelys* finde ich jedoch nur bei dem Embryo. Bei der erwachsenen *Dermochelys* (VII) fehlt der Choanenausschnitt fast vollständig; ob dies die Regel bei den Erwachsenen ist, kann ich natürlich nicht sagen.

eine Cartilago sphenoethmoidalis, ein ausgedehntes Planum antorbitale, eine vom Septum losgelöste hintere Nasenkuppel, einen Choanenausschnitt, einen Processus maxillaris posterior, eine wohlentwickelte Pars paraseptalis und außerdem einen sekundären Gaumen vom Typus, aber nicht notwendigerweise auch von der Ausdehnung von *Chelonia*.

Diese hypothetische Urform schiebe Vertreter ins offene Meer hinaus. Infolge der Änderung der Nahrung (*Dermochelys* frisst Medusen vgl. VAILLANT 1896, p. 654, DOLLO 1903, p. 15<sup>1)</sup>) wird der Gaumen zum *Dermochelys*-Gaumen reduziert, und die inneren Nasenöffnungen rücken nach vorn. Hand in Hand damit geht eine wesentliche Rückbildung des Recessus inferior, vielleicht auch das Größerwerden des Choanenausschnittes (beim Embryo), während Cartilago sphenoethmoidalis, Planum antorbitale, Processus maxillaris posterior usw. bestehen bleiben können, da keine Vermehrung des Knochenmantels um die Nasenkapsel, sondern eher eine Verminderung und daneben eine Verstärkung alter Knorpelteile und Ausbildung neuer erfolgt. — Ein anderer Zweig dieser Urform wären dann die Cheloniiden. Bei ihnen tritt eine wohl eher gesteigerte Ausbildung des sekundären harten Gaumens ein, als Folge der Ernährung<sup>2)</sup> (DOLLO, 1903, p. 29), und der Ductus nasopharyngeus wird weniger steil und länger; über seinem vorderen Teil bildet sich eine Strecke weit ein knorpliges Dach aus. Die Knorpelwände des Ductus nasopharyngeus erhalten eine enge Knochenschale, die wahrscheinlich die Ursache des Verschwindens des Processus maxillaris ist. Aber auch die ganze knöcherne Umrahmung der Nase ist stärker ausgebildet worden und bedingt die teilweise Reduktion der Cartilago sphenoethmoidalis und die Reduktion des Planum antorbitale. Zum Teil dürfte diese Knochenvermehrung mit der Ausbildung des sekundären knöchernen Munddaches zusammenhängen, dessen Elemente einen festen Verband mit dem übrigen Schädel verlangen. — Die Ausgangsform ähnelt also im ganzen hinsichtlich der Nase und des Gaumens mehr *Chelonia* als *Dermochelys*, abgesehen von einer Reihe von primitiven Merkmalen, die *Chelonia* heute nicht mehr aufweist. Welche Schlüsse für die Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* sich hieraus ziehen lassen, werden wir später zu erörtern haben. Hier wollen wir zunächst noch weiter eingehen auf die Merkmale, die *Dermo-*

1) Daher erklärt sich jedenfalls auch das Vorkommen von *Hyperia* im Mageninhalte von *Dermochelys*, die häufig als Schmarotzer an den Geschlechtsorganen der Medusen gefunden wird.

2) Algen und *Zostera*; DOLLO, 1903, p. 15.



*chelys* und *Chelonia* miteinander gemein haben. Da haben wir die nicht geschlossene *Incisura columellae auris*, die sich aber auch noch bei einer Reihe anderer Schildkröten findet (BAUR, 1896 b, p. 564). VAN BEMMELEN (1896, p. 283) macht darauf aufmerksam, daß das *Quadratum* von *Dermochelys* gestreckter sei als bei *Chelonia* und so dem (primitiven) „ungefurchten Kieferstiel der squamaten Reptilien“ ähnlich werde. Sehr bedeutend ist dieser Unterschied gegenüber *Chelonia* übrigens nicht.

Diese Ähnlichkeit in der Ausbildung des *Quadratus* bei *Chelonia* und *Dermochelys* ist indes nicht zu hoch anzuschlagen. Einmal könnte die Form des *Quadratus* beider primitiv sein, und dann beweist sie schließlich nichts für eine nähere Verwandtschaft von *Chelonia* und *Dermochelys*, da ein primitiver Zustand auch bei einander fernstehenden Formen erhalten sein kann. Es ist aber auch keineswegs von der Hand zu weisen, daß bei beiden Arten das *Quadratum* sekundär nur eine Furche für die *Columella auris* aufweist, da die große Menge der Land- und Süßwasserschildkröten einen geschlossenen *Columellarkanal* besitzt; die Furche könnte hier wieder eine *Materialersparnis* bedeuten. Auf eine sekundäre Öffnung des *Columellarkanal*s weist auch die ganze Form des Knochens bei *Dermochelys* und *Chelonia*, der mit seiner tiefen Aushöhlung nicht gut primitiv oder direkt von einem primitiven *Quadratum*, wie es etwa die *Lacertilier* besitzen, ableitbar sein kann. Dann kommt in Betracht, daß eine Rückbildung eines eigentlichen *Trommelfells* vorliegt, wodurch vielleicht der hintere Abschluß des im *Quadratum* liegenden Teiles der *Paukenhöhle* wertlos geworden und sekundär unterblieben ist. Wenn das hinten offene *Quadratum* bei *Dermochelys* und *Chelonia* so sekundär zustande gekommen ist, dann ist es bei den anderen Schildkröten, wo es ebenfalls in dieser Gestalt auftritt (BAUR, 1896 b, p. 564), unabhängig von den Seeschildkröten erworben, und dasselbe könnte auch für *Chelonia* und *Dermochelys* unter sich möglich sein. Aber dann spielt auch das *Quadratum* eine etwas fragliche Rolle als Beweis für eine nähere Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia*. — Ein hinten offenes *Quadratum* besitzt übrigens auch *Protostega* (CASE, 1896, p. 26); embryonal haben wir es bei *Chelydra* konstatiert; bliebe das *Quadratum* sekundär wieder auf dieser Entwicklungsstufe stehen, so hätten wir prinzipiell den Zustand von *Chelonia* und *Dermochelys*.

Eine sehr auffallende Übereinstimmung zeigen *Dermochelys* und *Chelonia* im Besitze der *Intertrabecula* (78, s. S. 110 Anm.), die bei

ersterer nur vorübergehend im Embryonalstadium auftritt, bei letzterer dagegen den Boden der Hypophysengrube und den Hauptteil des Rostrum basisphenoidale bildet. Bei *Chelydra* fehlt sie vollständig und wohl auch bei *Emys*, da FUCHS (1910) zwar bei dieser Form ein kleines Parasphenoid konstatiert, aber eine Intertrabekel nicht erwähnt. Der Güte des Herrn Dr. VERSLUYS verdanke ich die Mitteilung, daß die Intertrabecula auch bei den reifen Embryonen der Pleurodire *Chelodina longicollis* und der Trionychide *Trionyx subplanus* völlig fehlt. Auch bei anderen Formen dürfte sie wenigstens bei Erwachsenen fehlen, da die so auffallende Form des Rostrums von *Chelonia* sich, soviel man aus SIEBENROCK entnehmen kann, sonst nicht findet. Mit der Ausbildung der Intertrabecula in Zusammenhang stehen dürfte die seltsame Lage der Hypophyse bei *Dermochelys* und *Chelonia*, die bei *Emys* (nach BOJANUS) und bei *Chelydra* sowie auch bei den eben genannten Formen *Trionyx subplanus* und *Chelodina longicollis* wie normal die ganze Fossa hypophyseos am Schädel ausfüllt.

Die Intertrabekel bei *Dermochelys* und *Chelonia* als Konvergenzerscheinung zu erklären, dürfte unmöglich sein, da einmal der Vorteil, den eine solche Bildung mitten im Schädel für das Meeresleben haben könnte, nicht einzusehen ist, und dann, weil sie bei der erwachsenen *Dermochelys* wieder rückgebildet ist. Vielmehr haben wir hier jedenfalls ein sehr altes Familienkennzeichen, das bei *Chelonia* unter Reduktion des Parasphenoids an dessen Stelle mächtig entwickelt wurde, während bei *Dermochelys*, bei der durch die Erhaltung des Rostrum parasphenoidale andere Beziehungen vorlagen, die Intertrabekel wieder in Rückbildung trat. Die Beweiskraft dieses gemeinsamen Kennzeichens von *Dermochelys* und *Chelonia* ist meiner Ansicht nach dadurch sehr bedeutend, daß es noch von keiner anderen Schildkröte bekannt ist.<sup>1)</sup>

---

1) Man könnte einwenden, daß die Intertrabekel wahrscheinlich auch in ganz ähnlicher Ausbildung bei Crocodilen auftritt (s. S. 109 Anm.) und deshalb für eine Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* wenig beweise, weil sie vielleicht bei beiden nur als altes Reptilienmerkmal auftrete. Es ist aber sehr fraglich, ob die Intertrabecula in diesem Sinne aufgefaßt werden kann, auch wenn sie bei Crocodilen sicher in der Ausbildung wie bei unseren beiden Seeschildkröten aufträte. Und selbst wenn die Intertrabecula ein altes Merkmal wäre, so wäre es doch zum mindesten sehr auffallend, wenn bei *Dermochelys* und *Chelonia* bei den zahlreichen anderen Kennzeichen einer Verwandtschaft (wie wir noch sehen werden) nicht auch in die Intertrabekel auf verwandtschaftliche Be-

Auch in derselben Richtung wie die behandelten starken Beweise für eine Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia*, das Verhalten der Nase und des Munddachs, das Vorhandensein der Intertrabecula und vielleicht auch die Gestalt des Quadratum, dürften eine Reihe von Einzelheiten weisen. Nimmt man jede dieser für sich, so ist mit ihr meist nicht viel anzufangen, aber durch ihre Häufung und ihr Auftreten neben den wichtigeren Kennzeichen für eine Verwandtschaft erlangen sie hohe Bedeutung. So ist es auffallend, daß *Dermochelys* und *Chelonia* die einzigen Schildkröten sind, bei denen ein Foramen palatinum (posterius) fehlt (54), wie schon BAUR und SIEBENROCK bemerkten. Möglicherweise handelt es sich hier wieder um eine Konvergenzerscheinung.<sup>1)</sup>

Auch ein Foramen incisivum fehlt bei *Dermochelys* wie bei *Chelonia* (52) (aber auch bei anderen Formen, SIEBENROCK, 1897, p. 282), während es bei den Chelydriden vorhanden ist (vgl. dazu S. 61 Anm.). Ebenso fehlt eine von Prooticum und Quadratum gebildete Crista praetemporalis in der Fossa temporalis (33). Ob man diese Merkmale auch durch Konvergenz erklären soll, sei dahingestellt. Nicht sehr wesentlich wird sein, daß sich bei *Dermochelys* ebenso wie bei *Chelonia* das Basioccipitale im Foramen jugulare anterius nicht mit dem Opisthoticum verbindet, während dies bei *Chelydra* (nach SIEBENROCK, p. 231) der Fall ist (4); auch ist die Form des Foramen jugulare anterius bei *Dermochelys* und *Chelonia* mehr länglich, während sie bei *Chelydra* mehr rund ist (6).

Übereinstimmung zeigen *Dermochelys* und *Chelonia* auch in dem Mangel einer scharf ausgeprägten seitlichen Leiste unter der Basalplatte (63), gegenüber *Chelydra*, wo diese vielleicht einen Basipterygoidfortsatz darstellt. Das Tuberculum basale von *Chelonia* ähnelt ebenfalls dem von *Dermochelys*, während bei *Chelydra* das Vorhandensein eines solchen nicht sicher ist (65). Wahrscheinlich tritt es hier erst im Alter auf, worauf ein Knochenhöcker am Basioccipitale von einer erwachsenen *Macrolemmys* zu weisen scheint. Ferner ist die Fußplatte der Columella auris bei *Dermochelys* und *Chelonia* nicht umgeknickt, wohl aber bei *Chelydra* (72). Welche Be-

ziehungen hinweisen sollte, zumal die Intertrabecula anscheinend nur ihnen unter den Schildkröten zukommt.

1) Bei *Chelydra* dienen die Foramina palatina je einem Aste des Ramus palatinus n. facialis zum Durchtritt auf die Unterseite des knöchernen Gaumens; außerdem werden sie von Venen durchzogen, die sich in die großen venösen Sinus der Orbitalregion ergießen.



deutung dieses Umbiegen hat, ist dunkel;<sup>1)</sup> möglicherweise liegt hier bei *Dermochelys* und *Chelonia* Konvergenz vor. — Schließlich möchte ich noch auf den im beschreibenden Texte (S. 114—117) ausführlich behandelten Hinterrand des Septum interorbitale hinweisen, der bei *Dermochelys* eine Fenestra aufweist, bei *Chelonia* aber einen letzterer in mancher Beziehung nahekommenden Einschnitt (80). Alle letztgenannten, dem Chondrocranium von *Dermochelys* und *Chelonia* gemeinsamen Merkmale haben für die Entscheidung phyletischer Fragen das Mißliche, daß man über ihre eventuelle Verbreitung bei anderen Schildkröten außer jetzt bei *Chelydra* nicht das geringste weiß, könnten sich aber in Zukunft als wichtiger erweisen und seien deshalb hier erwähnt.

Blicken wir nochmals auf alle gegenseitigen Annäherungen im Chondrocranium von *Dermochelys* und *Chelonia* zurück, so ergibt sich, daß eine größere Anzahl davon infolge der ähnlichen Lebensweise beider Tiere auf Konvergenz zurückgeführt werden kann, aber lange nicht alles. Zu letzterem gehören als wichtigste Punkte das Verhalten der Nase und des Gaumens, das Auftreten der Intertrabecula und möglicherweise auch die Form des Quadratus. Die Wahrscheinlichkeit, daß Gaumen und Nase auf eine engere Beziehung zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* hinweisen, ist zur Genüge besprochen. Die Intertrabecula deutet bestimmt auf eine solche, denn sie tritt, soweit bekannt, unter den Schildkröten nur bei *Dermochelys* und *Chelonia* auf und fehlt wahrscheinlich durchgängig bei den Familien, die in *Emys*, *Chelydra*, *Chelodina* und *Trionyx* (sämtlich ohne Intertrabekel) ihre Vertreter finden. Sie ist für *Dermochelys* und *Chelonia* wohl ein altes Merkmal; darauf weist ihr Auftreten nur im Embryonalstadium von *Dermochelys* hin. Während sie hier nicht zu besonderer Ausbildung kommt, sondern sich sogar wieder rückbildet, erreicht sie bei *Chelonia* eine auffallend kräftige Ausbildung. Bei den Ahnen der heutigen Cheloniiden fand sich wohl im Prinzip derselbe Zustand, wie ihn der Embryo von *Dermochelys* heute noch zeigt, denn das Parasphenoid' als allgemeines primitives Reptilienmerkmal wird auch bei den Vorfahren der Cheloniiden vorhanden gewesen sein, aber die weitere Entwicklung verlief hier umgekehrt wie bei *Dermochelys*. Die Intertrabecula wurde kräftig ausgebildet, und das Parasphenoid verschwand. Warum die Ausbildung des Bodens der Hypophysengrube bei beiden Formen von demselben Ausgangszu-

1) Es findet sich sehr ausgeprägt auch bei *Trionyx subplanus* nach einer Serie, die mir Herr Dr. VERSLUYS zeigte.

stande aus einen so verschiedenen Weg ging, das entzieht sich vorläufig unserer Einsicht. — Die Intertrabecula und das Verhalten der Nase sondern *Dermochelys* und *Chelonia* scharf von den anderen Schildkröten, soweit letztere in beiderlei Hinsicht bereits bekannt sind.

Für Nase und Munddach müssen wir einen alten, gemeinsamen Ausgangszustand annehmen, mit Wahrscheinlichkeit eine Anpassung der Urform an ein Leben im Süßwasser oder an der Küste, jedenfalls an ein Wasserleben, von dem aus sich Munddach und Nase der heutigen *Chelonia* und *Dermochelys* entwickelt haben. In der Intertrabecula haben wir eine auffallende Übereinstimmung, die einen tiefeinschneidenden Unterschied zwischen der Schädelbasis in der hinteren Orbitalregion bei *Dermochelys* und *Chelonia* einerseits, den anderen Schildkröten (soweit bekannt) andererseits darstellt. Dazu kommt eine Fülle weiterer Merkmale, die ebenfalls auf eine gemeinsame Abstammung von *Dermochelys* und *Chelonia* hinweisen: Wir müssen eine Blutsverwandtschaft zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* annehmen. *Dermochelys* ist im knöchernen Schädel keiner einzigen lebenden Schildkröte so ähnlich wie *Chelonia*, und auch für das Chondrocranium, soweit darüber bei Schildkröten etwas bekannt ist, trifft dies zu.

So zeigt es auch der Vergleich mit der daraufhin untersuchten *Chelydra*; allerdings zeigen sich da einige Merkmale, die vielleicht auf eine Beziehung zwischen *Dermochelys* und *Chelydra* hinweisen könnten. Der Vergleich wird dadurch besonders interessant, daß *Chelydra* für eine in mancher Hinsicht primitive Form gehalten werden darf. Damit ist aber auch die Erklärung für die meisten der Merkmale gegeben, die *Dermochelys* und *Chelydra* gemein haben: Es handelt sich um ursprüngliche Kennzeichen, die *Chelonia* nicht mehr aufweist. Kein einziges von diesen widerspricht aber direkt der Annahme einer Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* oder macht sie auch nur unwahrscheinlich, indem es deutlich auf nähere Beziehungen zu *Chelydra* oder anderen Schildkröten hinweist.

Das auffallendste, *Chelydra* und *Dermochelys* gemeinsame Merkmal ist der Besitz eines Parasphenoids mit typischem Rostrum parasphenoidale (19, 23). Das Rostrum parasphenoidale bildet bei beiden den Boden der Hypophysengrube, die seitlich von den Trabekeln begrenzt ist. Letztere (23) ziehen bei *Chelydra* gerade nach vorn, während sie bei *Dermochelys* nach unten abfallen, gehen aber bei beiden von einem typischen Dorsum sellae aus, das bei *Chelydra* allerdings niedriger bleibt als bei *Dermochelys*, während bei *Chelonia*

überhaupt kein eigentliches Dorsum sellae ausgebildet ist (20). Ein Parasphenoid findet sich wahrscheinlich auch bei *Protostega*, nach der Beschreibung des „Basisphenoids“ von CASE (1896, p. 25), und auch sonst bei rezenten Schildkröten. Es ist sicher ein primitives Merkmal bei allen Schildkröten, bei denen es auftritt. *Dermochelys* weist also darin noch ursprünglichere Verhältnisse auf als *Chelonia*. Ob das Fehlen der Basisphenoidkante (24) bei *Dermochelys* und *Chelydra* mit der Ausbildung des Parasphenoids zusammenhängt, ist fraglich. Auffallend ist immerhin die Übereinstimmung in dieser Beziehung bei *Dermochelys* und *Chelydra*. Eine Einkerbung des Pterygoids wie bei *Chelonia* (25), fehlt bei *Dermochelys* und *Chelydra*. Wenn es zur Bildung eines Kanals für die Carotis interna bei *Dermochelys* kommt, so wird dies wesentlich auf dieselbe Weise bewerkstelligt wie bei *Chelydra* und verhältnismäßig einfacher als bei *Chelonia*, wo der Kanal in seinem hinteren Teile ganz in das Pterygoid gebettet wird (28), ein sekundärer Zustand. Ein weiteres, *Dermochelys* und *Chelydra* gemeinsames Merkmal ist die lange Postfrontal-Praefrontalnaht, wodurch bei beiden (im ausgewachsenen Zustande) das Frontale von der Umrandung der Orbita ausgeschlossen ist (41b), während sich dieser Knochen bei *Chelonia* daran beteiligen kann und dann Postfrontale und Praefrontale trennt, die aber manchmal auch durch eine kurze Naht zusammenhängen. Eine gewisse Gleichartigkeit findet sich auch bei *Dermochelys* und *Chelydra* in der Ausbildung der Kieferränder, was vielleicht in Anbetracht der anderen Ähnlichkeiten auch eine tiefergehende Bedeutung haben könnte; doch läßt sich jetzt wohl darüber nichts Sicheres ermitteln, da Konvergenz vorliegen kann, es schließlich auch sehr wohl möglich ist, daß wir eine Kieferform vor uns haben, die ursprünglich vielen Schildkröten gemeinsam war und die sich jetzt als altes Erbstück noch bei *Dermochelys* und *Chelydra* und auch bei vielen anderen vorfindet. Die breite Kaufläche im Ober- und Unterkiefer der Cheloniiden muß als sehr spezialisiert betrachtet werden, denn sie zeigt sich in dieser hohen Ausbildung bei anderen rezenten Schildkrötenfamilien nicht; wohl aber besitzt *Protostega* eine ähnlich ausgebildete Kaufläche (nach CASE, 1896, p. 27). Bei *Chelydra* findet sich an der Alveolarkante des Maxillares, wo bei *Dermochelys* der tiefe Einschnitt hinter dem hauerartigen Vorsprung liegt, auch eine ausgesprochene Einbuchtung (50), die mediane unpaare Einbuchtung zwischen den Intermaxillaria fehlt aber bei *Chelydra*; im Gegenteil geht ein von beiden Intermaxillaria gemeinsam gebildeter Haken nach unten.



Der Unterkiefer von *Chelydra* zeigt denselben schneidenden Rand wie bei *Dermochelys* (55), und auch die Symphysenpartie springt, wenn auch nicht in demselben Maße wie bei *Dermochelys*, nach oben vor. Für sie findet sich bei *Chelydra* wie bei *Dermochelys* eine trichterförmige Grube (51) zwischen Intermaxillaria und Vomer, die sich am trockenen Schädel durch eine Lücke zwischen den Intermaxillaria in den Raum für das Geruchsorgan öffnet; bei *Chelonia* ist diese Grube in ganz geringem Maße auch angedeutet, entsprechend einem ganz minimalen Vorsprung der Unterkiefersymphyse. Der Sulcus cartilaginis Meckelii im Dentale ist bei *Chelydra* ähnlich flach wie bei *Dermochelys*, während er bei *Chelonia* tiefer eingebuchtet ist.

In der Nasenkapsel haben wir oben eine Reihe von Eigentümlichkeiten kennen gelernt, die *Dermochelys* und *Chelonia* gemeinsam haben, die aber wahrscheinlich ausnahmslos als primitive Merkmale zu deuten sind: so die vom Septum gelöste hintere Nasenkapsel (93) und das vollständige Planum antorbitale (108). *Dermochelys* gleicht in diesen Punkten gerade so *Emys* wie *Chelydra*. Ebenso steht es mit 73. wonach ein bei *Chelonia* im Tectum cranii auftretendes Venenloch bei *Dermochelys* und *Chelydra* fehlt. Schließlich besitzen *Dermochelys* und *Chelydra* jene Öffnung im knorpiligen Tectum cranii, die vielleicht als Parietalloch gedeutet werden muß (75). Sie wäre für diesen Fall eine bei beiden noch erhaltene primitive Bildung. — Fassen wir die Merkmale zusammen, die *Dermochelys* mit *Chelydra* gemeinsam hat, so ergeben sich außer einer Anzahl unwesentlicher und mehr zufälliger Kennzeichen eine Reihe solcher, die als primitive Schildkrötenmerkmale zu gelten haben. Als wichtigstes wäre das Vorhandensein des Parasphenoids zu nennen, dann die Merkmale aus der Nasenkapsel, und vielleicht auch die Beschaffenheit der Kieferränder und das „Parietalloch“. Bei der Nase aber handelt es sich lediglich um primitive Merkmale, die bei *Chelonia* im Zusammenhang mit der verstärkten knöchernen Umrahmung der Nasenkapsel in Rückbildung geraten sind, und nicht um weitergehende Unterschiede. Im ganzen genommen aber können nur die Nasen von *Dermochelys* und *Chelonia* nebeneinander gestellt werden; *Chelydra* weicht in der Hauptsache von beiden erheblich ab. Die Kieferränder von *Chelonia* sind jedenfalls eine ganz spezielle Anpassung an die Lebensweise. Dem Fehlen des „Parietalloches“ bei *Chelonia* großen Wert beizulegen, verbietet die Unsicherheit der Deutung des Gebildes bei *Dermochelys* und *Chelydra*; ist es ein primitives Merkmal, dann könnte

eine solche Bildung bei *Chelonia* leicht einmal unterdrückt, an einem günstigen Objekte aber noch erhalten sein. Nur das große Parasphenoid von *Dermochelys* bedeutet einen erheblichen Unterschied gegenüber *Chelonia*. Aber jedenfalls ist das Fehlen des Parasphenoids von *Chelonia* nicht primär (auch wenn wirklich niemals einwandfrei Spuren eines solchen entdeckt werden sollten), denn dagegen spricht die Verbreitung des Knochens als eines primitiven Reptilienkennzeichens. Er kann bei der rezenten *Chelonia* höchstens ganz rückgebildet sein, während ihre Vorfahren ihn aufwiesen. Und so beweist das Fehlen eines Parasphenoids bei *Chelonia* nicht, daß diese Form *Dermochelys* weniger nahe steht, als es *Chelydra* tut; vielmehr wird, wie gezeigt, *Chelonia* mit ihrer embryonalen Intertrabekel dem Urtyp der *Dermochelys* näher kommen und von demselben primitiven Zustand abzuleiten sein. Bei der einen dominiert schließlich die Intertrabekel, bei der anderen das Parasphenoid. *Dermochelys* zeigt hier, wie ja auch in manchen anderen Punkten, einen primitiveren Zustand, *Chelonia* ist hierin stärker spezialisiert. Wodurch diese Spezialisierung bedingt wurde, läßt sich schwer sagen: sie spricht wie anderes auch durch ihre weitgehenden Folgeerscheinungen in der Schädelmorphologie für eine bereits weiter zurückliegende Trennung der beiden Familien.

Überblicken wir unsere Befunde bis hierher, so haben wir aus einer Reihe mehr oder weniger wichtiger Merkmale auf eine Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* schließen dürfen. Aber wir haben gesehen, daß dabei von vornherein auch Merkmale auftreten, die es verbieten, eine allzu enge Verwandtschaft beider anzunehmen. Es handelt sich dabei teils um primitive Zustände, die *Dermochelys* mehr gewahrt hat als *Chelonia*, teils um weitgehende Spezialisierungen in verschiedenen Richtungen, alles Merkmale, die auf eine frühe Trennung von *Dermochelys* und *Chelonia* hinweisen. Gerade die wichtigsten Anzeichen einer Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* zeigen zugleich auch Spezialisierungen, die das Auseinanderlaufen beider Zweige des Stammes in alte Zeiten zurückverlegen. So hat das Munddach beider im Prinzip noch den gleichen Bau; aber es hat extreme Umbildungen nach zwei entgegengesetzten Richtungen erfahren aus einem Grundplane heraus, dem *Chelonia* heute noch relativ näher kommt als *Dermochelys*. Ähnlich steht es mit der Nase; wenn auch hier keine so tiefgehenden Differenzen wie im Munddach entstehen konnten, so ist doch die Spezialisierung der *Dermochelys*-Nase, die senkrechte Achse und die Verkürzung der Nase in der Längs-

richtung des Kopfes *Chelonia* gegenüber recht auffallend. Andere Unterschiede zwischen den Nasen von *Dermochelys* und *Chelonia* beruhen meist auf primitiven Zuständen bei *Dermochelys*, die sie, wie wir gesehen haben, oft mit *Chelydra* gemein hat. Die Ausbildung der Sphenoidregion bei den erwachsenen Tieren hat VERSLUYS (1909) veranlaßt, sich eher zugunsten der Meinung, die *Dermochelys* von allen übrigen Schildkröten trennen will, auszusprechen. Aber gerade die Sphenoidregion von *Dermochelys* liefert uns durch die embryonal auftretende Intertrabecula, die sonst bei Schildkröten, soweit bekannt, nur bei *Chelonia* auftritt, ein wichtiges Anzeichen für eine Verwandtschaft; zugleich aber beweisen die definitiven Zustände in der Schädelbasis der Erwachsenen, die kümmerlichen Reste der Intertrabecula bei *Dermochelys* gegenüber dem kräftigen Rostrum basisphenoidale bei *Chelonia* (78), daß die beiden Formen heute bereits recht weit auseinandergegangen sind. Hierfür sprechen die von jeder selbständig durch den Einfluß des Meereslebens erworbenen, eingangs dieses Kapitels aufgezählten Divergenzen, so der bei *Dermochelys* sehr viel weiter als bei *Chelonia* hervortretende Knorpel im Kopfskelet, teils als Erhaltung primordialer Zustände, teils infolge sekundärer Vermehrung dieses Gewebes. Dazu gehört auch die bei *Dermochelys* in sehr viel stärkerem Verhältnisse als bei *Chelonia* eingetretene Reduktion von Knochen, so z. B. in dem Vorderrande der Fenestra infraorbitalis, in der Umrahmung der Carotis (wobei bei *Dermochelys* möglicherweise auch primitive Verhältnisse anklingen) und in der Rückbildung der Descensus parietales, die bei *Dermochelys* zum völligen Schwunde derselben führte. Eine frühe Trennung von *Dermochelys* und *Chelonia* verlangen auch die eben besprochenen primitiven Merkmale, die *Dermochelys* noch mit *Chelydra* gemein hat. — Wesentlich dasselbe sagen uns auch die Merkmale von *Dermochelys*, für die unsere Tabelle weder Parallelen bei *Chelonia* noch bei *Chelydra* aufweist. Diese beanspruchen besonderes Interesse, soweit es sich um primitive Zustände zu handeln scheint; zum Teil sind sie aber auch mehr zufällig und haben höchstens als Spezialisierungen Bedeutung, die auch auf eine alte Selbständigkeit beider Gattungen hinweisen können. Als primitiv kann man wohl die Reste der embryonalen Taenia supratrabecularis (82) bei der erwachsenen *Dermochelys* auffassen; bei *Chelonia* ist die Taenia supratrabecularis nur embryonal vorhanden. Ursprünglich ist vielleicht auch der Spalt in der Seitenwand des Cavum cranii zwischen Labyrinth- und Orbitalregion bei *Dermochelys* (70) als



Rest eines früher vorhandenen größeren Fensters (wie es bei *Lacerta* und *Sphenodon* vorhanden ist) oder als Rest einer tiefergehenden Trennung der beiden Regionen. Als Überrest eines einst vorhandenen größeren Fensters ist wahrscheinlich auch die Öffnung in den *Plana suprasedalia* zu deuten, die unter 86 b genannt wurde. Möglicherweise ist auch die teilweise Trennung der *Plana suprasedalia* vom Septum beim Embryo von *Dermochelys* ein altes Merkmal (s. S. 126). Unter den auffallenden Besonderheiten von *Dermochelys*, die weitgehende Spezialisierungen darstellen, ohne daß man eine plausible Erklärung für ihr Zustandekommen hat, ist in erster Linie die dicke Knorpelplatte über der Basalplatte (64) zu nennen, die Kanäle für venöse Gefäße abtrennt, eine auffallende, bis jetzt ohne Homologon gebliebene Bildung. Sie allein auf die Tendenz Knorpel zu vermehren, zurückführen zu wollen, erscheint nicht angängig (S. 186). Mit dieser Bildung in Zusammenhang steht wohl die starke Ausbildung der Crista auf Basisoccipitale und Basisphenoid (3, 21a).

Sehr bemerkenswert ist auch der Mangel eines Entoglossums bei *Dermochelys* (62). Da es sich bei *Chelonia* im Vergleiche zu *Chelydra* und *Emys* unverhältnismäßig früh und kräftig ausbildet, so könnte man darin eine Spezialisierung infolge des Meereslebens erblicken. Warum fehlt es aber dann bei *Dermochelys* ganz? Handelt es sich hier um einen sehr tiefgehenden Einfluß der Ernährungsweise oder vielleicht gar um ein ganz primitives Verhalten? — Vielleicht wäre auch der Canalis hypoperilymphaticus von *Dermochelys* als primitiver als der von *Chelonia* und *Chelydra* aufzufassen, weil er eine Vene enthält, also wahrscheinlich einen erkennbaren Zweck hat, zumal sich Venen auch in den weiten Canales hypoperilymphatici von *Trionyx subplanns* und *Chelodina longicollis* finden (s. S. 87, 88 Anm.). — Anklänge an *Chelonia*, die man möglicherweise als Konvergenzen erklären kann, finden sich im Fehlen des Saccus endolymphaticus bei beiden, was bei *Dermochelys* (VII) zur Reduktion des Foramen endolymphaticum (11) geführt hat. Ferner zeigt *Dermochelys* die eigentümliche Verbindung des Squamosums mit dem Jugale, die am Schädel auf der Außenseite Postfrontale und Quadratojugale trennt (35a, b), ein Verhalten, das sich ausnahmsweise auch bei Cheloniiden findet. Überhaupt zeigt sich auch bei diesen schon die Tendenz, das Quadratojugale unter das Jugale zu schieben, was bei *Dermochelys* ein Verhalten des Quadratojugales (35, 36) herbeigeführt hat, wie es sich sonst nicht findet. — Zu erwähnen sind vielleicht hier noch einige Besonderheiten von *Dermochelys*, für die ich keinerlei Er-

klärung finden kann. Dazu gehört das Fehlen des Coronoids bei *Dermochelys* (57), dann das Vorkommen paariger Gefäßöffnungen in der lateralen Ohrkapselwand (70). Weiter ist bei *Dermochelys* nur ein Foramen nervi hypoglossi vorhanden (5); in der Lage des Foramen canalis alveolaris unterscheidet sich *Dermochelys* von *Chelonia* und *Chelydra* (60); der nach oben gehende Haken der Intermaxillaria ist bei *Chelonia* nur sehr schwach ausgebildet (49), und kleine Gefäße in der Labyrinthregion zeigen unregelmäßiges Verhalten (67). Auffallend ist auch, daß die Intertrabecula bei *Chelonia* hinten asymmetrisch mit den Trabekeln verschmilzt, bei *Dermochelys* aber ganz symmetrisch (79).

So zeigen uns auch die Merkmale, in denen sich *Dermochelys* von *Chelonia* und *Chelydra* trennt, daß wir zwar eine frühe Trennung von *Dermochelys* und *Chelonia* annehmen müssen, sie widersprechen aber unter dieser Voraussetzung nicht der Auffassung, daß *Dermochelys* der *Chelonia* näher verwandt ist als irgendeiner anderen lebenden Schildkröte.

Wir kommen zum Schlusse. — Wenn ich jetzt aus dem Vorangehenden Folgerungen zu ziehen versuche auf die systematische Stellung von *Dermochelys*, so muß ich zunächst darauf hinweisen, daß solche, allein aus dem Schädel gewonnen, nicht genügen dürften, daß aber eine eingehende und zusammenfassende Darstellung des übrigen Skelets bis heute fehlt. Unbekannt ist ein großer Teil der Anatomie nicht nur für *Dermochelys*, sondern auch für die meisten anderen Schildkröten, so daß ein darauf basierender Vergleich heute noch nicht in ganz befriedigender Weise durchgeführt werden kann. Auch die paläontologische Ausbeute scheint mir, obwohl das, was vorhanden ist, gut bearbeitet wurde, noch zu lückenhaft zu sein, als daß sie sichere Schlüsse gewährleistete; namentlich sind Schädel sehr mangelhaft bekannt, da man nur wenige, unvollständige Stücke hat, die hier in Betracht kommen können.

Die Betrachtung des Schädels von *Dermochelys* und *Chelonia* ergibt meiner Auffassung nach keinen Anhalt für die alte Ansicht, daß die *Athecae* so durchaus von allen anderen Schildkröten verschieden sind, auch von den Cheloniiden, daß sie als ein besonderer primitiver Ast des Schildkrötenstammes betrachtet werden müßten. Vielmehr glaube ich, daß *Dermochelys* gerade den Cheloniiden von allen lebenden Schildkröten noch am nächsten steht, so groß auch die Differenzen sein mögen, die die Einzeluntersuchung des Kopfskelets aufdeckte. Die wichtigsten, oft ins Detail gehenden Belege

für diese Meinung gibt uns einmal das Verhalten der Nase und des Munddachs und dann die Intertrabecula. Alle diese weisen Spezialisierungen auf, die nicht als Konvergenzen gedeutet werden können, und lassen eine gemeinsame Stammform annehmen, die sich in diesen Spezialisierungen schon von den übrigen Schildkröten abgetrennt hat.

Von *Chelonia* gesondert wird *Dermochelys* erstens durch eine Reihe von Merkmalen, die sich als Anpassungen an das Meeresleben erweisen, die aber weiter gehen als ähnliche Umformungen bei *Chelonia*, so vor allem der Reichtum an Knorpel und die Verminderung von Knochensubstanz (das Fehlen der Descensus parietales!). — Dann aber weist *Dermochelys* eine ganze Reihe von Merkmalen auf, die primitiver Natur sind und die *Chelonia* nicht mehr hat, die sie sekundär verloren hat.

Diese Unterschiede neben den Kennzeichen der Verwandtschaft nötigen uns zu der Annahme, daß eine frühe Trennung beider Schildkrötengattungen im Laufe der Phylogenie stattgefunden hat. Und dies sagt uns schließlich auch die Paläontologie; bereits im Eocän finden wir neben der unzweifelhaften Atheke *Psephophorus Cheloniiden*.

Wir sehen: *Dermochelys* gehört näher zu *Chelonia* als zu irgendeiner anderen Schildkröte, sie ist ihr verwandt; aber zwischen beiden Gattungen ist eine frühe Trennung eingetreten.

Beide haben sich in weitgehendem Maße unabhängig voneinander an ihre heutigen Lebensbedingungen im Meere angepaßt, darauf weisen die zahlreichen divergierenden Spezialisierungen neben den Konvergenzen. Das hat neuerdings auch WIELAND (1909, p. 102) ausgesprochen: „The five great marine families, namely, the Cheloniidae, Protostegidae, Desmatochelyidae, Toxochelyidae and Dermochelyidae, have doubtless independently acquired their equipment for life in the sea.“

Aber es erhebt sich die Frage, wie weit *Dermochelys* und *Chelonia* ihre Stammesentwicklung gemeinsam durchlaufen haben, d. h., ob die gemeinsame Stammform, in der sich beide begegnen, noch eine primitive Landschildkröte war, ob es eine Süßwasserschildkröte war oder schon eine Meeresküstenform, ferner ob beide Formen sich dem pelagischen Leben etwa gleichzeitig zuwandten und etwa durch ihre verschiedene Ernährungsweise zu ihren verschiedenartigen Spezialisierungen kamen, oder ob vielleicht die Dermochelyiden früher aufs Meer hinausgingen, da sie noch mehr primitive Merkmale zeigen neben im allgemeinen weitergehenden



Umbildungen als die Cheloniiden. Wir können zurzeit auf keine dieser Fragen eine bestimmte Antwort geben. Nur möchte ich zu der Annahme, daß die gemeinsame Stammform noch eine primitive Landform war (VAN BEMMELEN, 1896, p. 284), bemerken, daß dann das Verhalten des Munddachs und der Nase nicht so einfach zu erklären ist wie bei der Annahme, daß *Dermochelys* und *Chelonia* von einer Wasserform herzuleiten sind. Die Ausbildung der Nase mit den eigentümlichen Recessus bei beiden Formen ist nämlich offenbar eine Anpassung an ein Wasserleben, kann aber wegen der vielen ganz auffälligen Übereinstimmungen in Einzelheiten nicht als Konvergenz erklärt werden; dieser Typ der Nase muß schon von den gemeinsamen Ahnen der Dermochelyden und Cheloniiden erworben worden sein, die also anscheinend schon Wasserschildkröten und keine Landschildkröten mehr waren. Bei der Süßwasserschildkröte *Chelydra* scheint in einem Punkte, in der beginnenden Trennung der Pars olfactoria von der Pars respiratoria von oben her, der Beginn einer Entwicklungsrichtung gegeben zu sein, wie sie die Entwicklung der Seeschildkröten in diesem Punkte eingeschlagen hat. Man hätte also immerhin Grund zu der Annahme, daß sich *Dermochelys* und *Chelonia* von einer bereits im Wasser lebenden gemeinsamen Stammform abgezweigt haben. In diesem Zusammenhange erscheint auch das sekundäre Munddach der Cheloniiden als eine Anpassung an das Wasserleben, eventuell gesteigert durch die Art der Nahrung. Da nun das Munddach von *Dermochelys*, wie wir gesehen haben, auf diesen Cheloniidentyp zurückgeführt werden muß, so müssen die gemeinsamen Ahnen wohl bereits dieselbe Lebensweise geführt haben, wie dies DOLLO auch annimmt. Es käme also sicher die Möglichkeit in Betracht, daß dieser Ahn vielleicht schon eine marine Schildkröte, eine Thecophore wie *Chelonia*, war. Dabei ist freilich zu bedenken, daß *Chelonia* ihrerseits in der Entwicklung des Gaumens weitergegangen ist und einen knöchernen sekundären Gaumen in einer Ausdehnung aufweist, wie er bei der gemeinsamen Stammform kaum vorhanden gewesen sein dürfte.

Ich möchte an dieser Stelle ein paar Worte über den Panzer der Dermochelyden einfügen, über den ich selbst Untersuchungen nicht angestellt habe, und über die Frage, wie das Verhalten des Panzers zu den Schlüssen stimmt, die wir aus dem Verhalten des Kopfskelets gezogen haben. Es genügt hier, die beiden wichtigsten Ansichten über die Bedeutung des *Dermochelys*-Panzers heranzuziehen, die von DOLLO (1903) und von HAY (1898, 1908), die im schroffsten

Gegensätze zueinander stehen. HAY nimmt an, daß die ältesten Landschildkröten einen doppelten Panzer hatten, ein altes geschlossenes oberflächliches Reptilienhautskelet und darunter den eigentlichen Schildkrötenpanzer, Carapax und Plastron. Die früh ins Meer gehende *Dermochelys* hat den tiefliegenden Panzer fast völlig verloren; auch von dem Dermalpanzer ist das Knochenmosaik zwischen den Längskielen der Ventralseite, das die eocäne *Psephophorus* noch aufweist, reduziert worden. Der alte Hautpanzer ging im Verlauf der Entwicklung den übrigen Landschildkröten verloren während sich Carapax und Plastron verstärkten; von solchen Landschildkröten stammt *Chelonia*. Der Dermalpanzer von *Dermochelys* ist demnach nach HAY primär und primitiv. DOLLO dagegen spricht dem „*Thécophore terrestre*“ und dann auch dem „*Thécophore littoral*“, von welchen *Dermochelys* und *Chelonia* abstammen, den Dermalpanzer ganz ab. Der tiefliegende Knochenpanzer geht bei einem pelagischen Vorfahren von *Dermochelys* fast völlig verloren und wird, als diese Form wieder zum Littoralleben zurückkehrt, durch ein vollständiges Deralskelet, wie es *Psephophorus* aufweist, ersetzt. Dieses ist bei der wieder pelagischen rezenten *Dermochelys* in Rückbildung. Der Dermalpanzer von *Dermochelys* ist also nach DOLLO eine verhältnismäßig junge Neubildung. Die HAY'sche Auffassung von der Phylogenie der *Dermochelys* verträgt sich mit der von mir oben entwickelten Anschauung nicht, weil sie den Ursprung von *Dermochelys* auf eine alte Landschildkröte zurückführt, und *Chelonia* von einer relativ weiter entwickelten Landschildkröte abstammen läßt, so daß von einer Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* nicht die Rede sein könnte; besonders spricht wohl das Verhalten der Nase und des Gaumens gegen HAY. Dagegen läßt sich die DOLLO'sche Auffassung mit meinen Resultaten vereinigen, scheint mir aber hinsichtlich des Panzers Schwierigkeiten zu enthalten. Der „*Thécophore pélagique*“ soll ganz ohne Panzer sein. Dann müßten die Knochenplättchen des Dermochelydenpanzers eine vollkommene Neubildung sein, obwohl wir in der Reihe der Reptilien vielfach ein altes Deralskelet antreffen. Auch fragt es sich, ob bei einer derart weitgehenden Rückbildung der die ganze Körperform der Schildkröten bedingenden Hartteile diese selbst gewahrt bleiben konnte, wie es doch bei *Dermochelys* noch im ganzen der Fall ist, namentlich hinsichtlich der scharfen Seitenränder (vgl. die Fischform der Cetaceen, Pinnipedier, Ichthyosaurier usw.). Für die Phylogenie des Panzers scheint mir die HAY'sche Auffassung vor der von DOLLO einige Vorzüge zu

haben; es ist aber vielleicht ein vermittelnder Weg zwischen beiden Ansichten nicht ganz auszuschließen. Die Dermalknochen über den Resten des tiefliegenden Knochenpanzers bei *Dermochelys* sind anscheinend primitiv, wie auch Reste eines Dermalpanzers bei anderen rezenten Schildkröten beweisen (HAY, 1898, p. 942). Diese brauchen bei einer primitiven alten Form, wie es die Stammform von *Dermochelys* und *Chelonia* gewesen sein muß, erst recht nicht ganz rückgebildet gewesen zu sein; sie bildeten wohl mindestens einige Längsreihen.<sup>1)</sup>

Durch irgendwelche Einflüsse des Hochseelebens geht bei den Vorfahren von *Dermochelys* die harte Knochenschale des typischen Schildkrötenpanzers fast völlig verloren, während sich zu gleicher Zeit die Reste des alten Hautskelets zu einem neuen Panzer vermehren, der einerseits zwar nicht die Starrheit der Thecophorenknochenschale aufweist, aber doch eine weitergehende Umformung des ganzen Körpers verhindert. — Dies alles ist natürlich reine Vermutung; hier könnten nur weitere paläontologische Funde einen wirklichen Beweis erbringen. — Ich kann es mir aber nicht versagen, hier darauf hinzuweisen, daß die angedeutete Richtung in der Entwicklung des Panzers von *Dermochelys* eine schöne Parallele im Verhalten der Sphenoidregion hat, ohne daß ich damit behaupten will, daß sie für die Genesis des Panzers irgend beweisend wäre. Das Parasphenoid ist wie die dermalen Elemente des *Dermochelys*-Panzers uralt, Carapax und Plastron demgegenüber neueren Ursprungs; letzteres ist auch bei der Intertrabekel der Fall gegenüber dem Parasphenoid. Bei *Dermochelys* erscheint das alte Parasphenoid sekundär vergrößert, während die Intertrabekel rückgebildet ist; ebenso erscheint hier der alte Dermalpanzer sekundär vergrößert, während der jüngere tiefe Knochenpanzer wieder rückgebildet ist. Bei *Chelonia* ist das Parasphenoid verloren gegangen und die jüngere Intertrabekel mächtig entwickelt; ebenso sind hier Carapax und Plastron geblieben und der alte Hautpanzer fehlt ganz. —

Wir sehen, daß das Verhalten des Dermalpanzers unserer nach dem Kopfskelet entwickelten Ansicht über die Verwandtschaft von *Dermochelys* und *Chelonia* keinen Widerstand entgegenzusetzen braucht, auch wenn er von primitiver Herkunft sein sollte. In irgend einer

1) Wie es WIELAND (1909, p. 120) für *Archelon* annehmen zu müssen glaubt. Diese Form ist für uns sehr wichtig, weil sie zu den Protostegiden gehört, zu jener Familie fossiler Meeresschildkröten, die sowohl mit den Dermochelyden als mit den Cheloniiden verwandt sein dürfte.



Weise muß ja schließlich das, was wir aus dem Kopfskelet folgern können, mit den Schlüssen zusammenstimmen, die der Panzer von *Dermochelys* liefert. Und die hier ausgesprochene Vermutung über die Herkunft des *Dermochelys*-Panzers scheint mir gegenüber den mehr extremen Ansichten von HAY und DOLLO den Vorzug zu haben, daß sie nicht nur mit den Ergebnissen der in dieser Arbeit durchgeführten Vergleichung des Schädels von *Dermochelys* und *Chelonia* in Einklang steht, sondern aus den Annahmen von HAY und DOLLO auch dasjenige vereinigt, was in beiden am wahrscheinlichsten erscheint. Denn sie schließt sich einerseits der von HAY näher begründeten Ansicht an, daß die Elemente des *Dermochelys*-Panzers alten Ursprungs sind, die in geringer Ausdehnung (in Resten von Längsreihen) auch gelegentlich bei anderen Schildkröten auftreten. Und andererseits geht sie auch von der Annahme aus, daß die Ahnen von *Dermochelys*, weil die Form doch eine typische Schildkröte ist, auch schon den charakteristischen Schildkrötenpanzer gehabt haben müssen und daß derselbe jetzt größtenteils rückgebildet ist, wie es DOLLO vertritt.

Ob man, von dieser Auffassung ausgehend, die Athecae im System noch bestehen lassen will, wie es DOLLO trotz seiner veränderten Ansichten über die Verwandtschaft von *Dermochelys* noch tut (1903, 1907), ist eine andere Frage. *Dermochelys* hat sich durch die eigenartige Spezialisierung namentlich ihres Panzers außerordentlich weit von allen Schildkröten entfernt, aber doch bestehen wahrscheinlich Beziehungen zu einer Familie der Cryptodiren, den Cheloniiden, solche zu anderen Schildkröten dagegen nicht. Diese Beziehungen aber kommen nicht zum Ausdruck, wenn die Atheken neben den Cryptodiren stehen, denn damit könnte schließlich jede oder keine Unterfamilie der Cryptodiren Beziehungen zu *Dermochelys* haben. Bringt man dagegen die Atheken ohne weiteres mit den Cheloniiden in eine Unterfamilie zusammen, wie dies SIEBENROCK (1909) durchführt, so werden dadurch *Chelonia* und *Dermochelys* einander näher gebracht, als sie zusammenstehen dürften; die großen Divergenzen im Baue dieser Tiere kommen dabei nicht zum Ausdruck. Für die Beantwortung unserer Frage kommt auch in Betracht, welche Stellung man den Cheloniiden im Verhältnis zu den Cryptodiren überhaupt anweisen will. Müssen sie unzweifelhaft mit den anderen unter „Cryptodira“ vereinigten Familien auch diesen untergeordnet werden, was mir aber nicht ganz sicher erscheint, so wären auch die Atheken zu jenen zu stellen; es wäre dann aber angebracht, sie

als gleichwertige Familie neben die Cheloniiden zu stellen und so auch den Differenzen beider Gruppen gerecht zu werden. Aber da *Dermochelys* und *Chelonia* und ihre gemeinsame Stammform auf alte primitive Schildkröten zurückzugehen scheinen, so ist es vielleicht auch gerechtfertigt, unsere beiden Gattungen zusammenzufassen und den Cryptodiren gegenüberzustellen. — Den Beweis für eine solche Auffassung müssen allerdings noch eingehende vergleichende Untersuchungen erbringen. — Für diese Gruppe, zu der außer *Dermochelys* und *Chelonia* auch die fossilen *Protostegidae*, *Desmatochelyidae* und *Torochelyidae* (WIELAND, 1909) zu stellen sind, wäre eine Bezeichnung wie der von BAUR gebrauchte Name „Pinnata“ oder RABL's „Eretmopoda“ jedenfalls geeigneter als das von WIELAND angenommene „Chelonioida“, durch das *Chelonia* zu sehr zum Typ der Gruppe gestempelt wird.

## VI. Ergebnisse von allgemeinerem Interesse.

1. Die Angabe von VERSLUYS über ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* wird durch das mir vorliegende Material vollauf bestätigt. Auch *Chelydra serpentina* besitzt ein Parasphenoid; bei *Chelonia midas* habe ich nichts davon vorgefunden.

2. Den Boden der Hypophysengrube bildet bei *Dermochelys* das Rostrum parasphenoidale, bei *Chelonia* das Rostrum basisphenoidale; letzteres geht aus den Trabekeln und der Intertrabecula hervor. Die Intertrabecula, der nach hinten verlängerte und mit dem Dorsum sellae verschmolzene untere Rand des Septum interorbitale, findet sich noch bei dem reifen Embryo von *Dermochelys*, wird aber frühzeitig in der Mitte aufgelöst und verschwindet bei *Dermochelys* bis auf einige Reste. Die Hypophyse liegt vor und über der Hypophysengrube bei *Chelonia* und auch bei *Dermochelys*, wohl durch die Intertrabecula aus ihrer ursprünglichen, sonst auch bei Schildkröten gewährten Lage verdrängt. Bei *Chelydra*, *Trionyx* und *Chelodina* und wahrscheinlich auch sonst bei Schildkröten wird eine Intertrabecula vermißt.

3. Eine Reihe von Tatsachen bestätigt VAN BEMMELEN's Ansicht über die Reduktion der Descensus parietales bei *Dermochelys*.

4. Dasselbe gilt für die Ansicht von VAN BEMMELEN und DOLLO über das einfache Munddach von *Dermochelys*, das sich danach aus einem solchen vom Typus der *Chelonia* entwickelt hat.

5. Das knorplige Entoglossum von *Chelydra* und *Emys* (und wahrscheinlich auch der übrigen Schildkröten) entsteht als Verknorpelung von Bindegewebe und hat seinem Ursprunge nach mit dem Visceralskelet nichts zu tun. Es ist bei *Chelonia* beim reifen Embryo bereits wohl ausgebildet, fehlt aber bei *Dermochelys* anscheinend immer.

6. Über der primordialen Schädelbasis in der Occipitalregion liegt bei der erwachsenen *Dermochelys* eine nachträglich entstandene dicke Knorpelplatte. Ein Hohlraum zwischen ihr und der ursprünglichen Basis des Cavum cranii wird durch Cristae auf Basisphenoid (und Basisoccipitale bei Schädel V?), die mit der Platte knorplig verbunden sind, in zwei Kanäle geteilt.

7. An der knorpligen Basalplatte bei *Chelydra* finden sich paarige Vorsprünge nach unten, die möglicherweise als etwas verlagerte Processus basiptyergoidei zu deuten sind.

8. Bei der erwachsenen *Dermochelys* fehlt das Foramen endolymphaticum, das beim Embryo noch vorhanden ist. Ein Saccus endolymphaticus fehlt anscheinend immer bei *Dermochelys*, aber auch bei *Chelonia*.

9. Unter dem Ductus perilymphaticus ist der hintere Teil der Ohrkapsel der untersuchten Schildkröten von einem Kanale durchbrochen, dem Canalis hypoperilymphaticus, der hinter dem unteren Ende der Lagena in der Ohrkapsel beginnt und in den lateralen Teil der Fissura metotica ausmündet.

10. Die Wände des Cavum cranii sind bei *Dermochelys*, wohl zum Teil durch sekundäre Vermehrung des Knorpels, sehr vollständig knorplig ausgebildet, so daß bei der erwachsenen *Dermochelys* das Primordialcranium noch eine nahezu vollständige knöcherne und knorplige Schädelkapsel bildet, wie sie sonst bei lebenden Reptilien nirgends in solcher Vollständigkeit gefunden worden ist.

11. Bei den Embryonen von *Dermochelys* und *Chelydra* findet sich im knorpligen Tectum cranii über der Epiphyse ein medianes Loch, das vielleicht als ein Parietalloch zu erklären ist.

12. Die Nasen von *Dermochelys* und *Chelonia* sind beide nach einem Plane gebaut, der sonst bei Schildkröten nicht bekannt ist. Sie zeichnen sich durch eine weitgehende Trennung der Nasenhöhle in eine Pars olfactoria und eine hauptsächlich vor dieser gelegene Pars respiratoria aus; in letzterer finden sich auffallende Recessusbildungen.

13. Aus den Befunden über die knorplige Nasenkapsel wäre



hervorzuheben, daß die Muschelleiste vermutlich aus einem Muschelwulst, einer echten Muschelbildung nach SEYDEL, hervorgegangen und danach zu bewerten ist.

14. *Dermochelys* steht nach dem Kopfskelet *Chelonia* unter allen lebenden Schildkröten am nächsten. Weitgehende Spezialisierungen zwingen aber zu der Annahme, daß eine frühe Trennung beider Gattungen im Laufe der Stammesentwicklung stattgefunden hat. Über die Lebensweise der Urform, von der beide herkommen, ist sicheres nicht anzugeben. Doch besteht meiner Ansicht nach eine größere Wahrscheinlichkeit dafür, daß sie bereits eine Wasserschildkröte war, als für die Auffassung, daß sie noch eine primitive Landschildkröte war. — Der Panzer von *Dermochelys* läßt sich mit diesen Ergebnissen in Einklang bringen.

15. Für das System der Schildkröten dürfte es jetzt gerechtfertigt sein, *Dermochelys* und *Chelonia* (nebst den zugehörigen fossilen Formen) in eine Gruppe zusammenzufassen, unter einem Namen, der nicht eine von ihnen als Typ hinstellt (wie „Chelonioidea“). Wie die Stellung dieser Gruppe zu den übrigen Schildkröten ist, darüber kann man bis jetzt wenig Bestimmtes aussagen. —

Die Reihe der Ergebnisse im Einzelnen bitte ich in der Tabelle S. 169—182 nachzusehen.

Gießen, Januar 1911.

---

### Literaturverzeichnis.

---

(Die mit \* versehenen Arbeiten lagen mir nicht vor.)

- ALESSANDRINI, A., (1834), De Testudinum lingua atque osse hyoideo, in: Nov. Comment. Bonon., Vol. 1, p. 53—61.
- , (1838), Über die Geschichte und die Anatomie von *Sphargis mercurialis*, (in: N. Ann. Sc. nat. Bologna, Vol. 1), Auszug in: Isis 1843, p. 540, 541.
- AMOUREUX, M., (1778), Observation sur une Tortue, in: ROZIER'S Observations et Memoires sur la Physique, Vol. 11, p. 65.
- ANDREWS, C. W., (1901), Preliminary note on some recently discovered extinct Vertebrates from Egypt. Part. II, in: Geol. Mag. (N. S.), Dec. 4, Vol. 8, p. 436—444.
- BAUR, G., (1886a), Osteologische Notizen über Reptilien, in: Zool. Anz., Jg. 9, p. 685—690.
- , (1886b), Osteologische Notizen über Reptilien, Fortsetzung 2, in: Zool. Anz., Jg. 10, p. 96—102.
- , (1887a), On the morphogeny of the carapace of the Testudinata, in: Amer. Natural., Vol. 21, p. 89.
- , (1887b), *Dermochelys*, *Dermatochelys* oder *Sphargis*, in: Zool. Anz., Jg. 11, (1888), p. 44, 45.
- \* —, (1888a). Unusual dermal ossifications, in: Science, March 23, p. 144.
- , (1888b), Osteologische Notizen über Reptilien, Fortsetzung 3, in: Zool. Anz., Jg. 11, p. 417—424.
- , (1889a), Die systematische Stellung von *Dermochelys* BLAINV., in: Biol. Ctrbl. Vol. 9, (1889—1890), p. 149—153, 180—191.
- , (1889b), Nachträgliche Bemerkungen über die systematische Stellung von *Dermochelys* BLAINV., *ibid.*, p. 618, 619.

- BAUR, G., (1890), On the classification of the Testudinata, in: *Amer. Natural.*, Vol. 24, p. 530—536.
- , (1891), Notes on some little known American fossil Tortoises, in: *Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia* (1891), p. 411—425.
- , (1893), Notes on the classification of the Cryptodira, in: *Amer. Natural.*, Vol. 27, p. 672—675.
- , (1894), Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbeltiere, in: *Anat. Anz.*, Vol. 10, 1895, p. 315 bis 330.
- , (1895), Über die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien, *ibid.* Vol. 11, p. 410—415.
- , (1896 a), Nachtrag zu meiner Mitteilung über die Morphologie des Unterkiefers der Reptilien, *ibid.*, Vol. 11, p. 569.
- , (1896 b), Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten, *ibid.*, Vol. 12, p. 561—570.
- VAN BEMMELEN, J. F., (1895), Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten, in: *CR. 3. Congr. internat. Zool. (LEYDE)*, p. 322—335.
- , (1896 a), Eenige bijzonderheden aan den schedel van *Dermochelys coriacea*, in: *Tijdschr. Ned. dierk. Ver.* (2), Vol. 5, Afl. 1, Versl. Vergad. 29. Jan. 1896, p. 52, 53.
- , (1896 b), Bemerkungen über den Schädelbau der *Dermochelys coriacea*, in: *Festschr. GEGENBAUR*, Vol. 2, Leipzig 1896, p. 279—286.
- VAN BENEDEN, P. J., (1883), Notes sur les ossements de *Sphargis* trouvés dans la terre à brique du pays de Waas, in: *Bull. Acad. Sc. Belg.* (3), Vol. 6, p. 665—684.
- DE BLAINVILLE, M. H., (1816), *Prodrome d'une nouvelle distribution systematique du règne animal*, in: *Bull. sc. Soc. philomath. Paris* 1816, p. 199 ff. und *Journ. Phys. (Paris)*, Vol. 83, p. 259 ff.
- BOJANUS, L. H., (1819), *Anatome Testudinis Europaeae*, Vilnae 1819 bis 1821.
- , (1821), *Parergon ad anatomen Testudinis; Cranii vertebratorum animalium*, Vilnae 1821.
- BONAPARTE, CH. L., (1832), *Iconografia della Fauna italica*, 2. Amfibi, Roma 1832—1834.
- BORN, G., (1883), Die Nasenhöhlen und der Tränennasengang der amnioten Wirbeltiere III, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 8, p. 188—232.
- BOULENGER, G. A., (1888 a), On the characters of the Chelonian Families Pelomedusidae and Chelydidae, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (6), Vol. 1, p. 346—347.
- , (1888 b), Remarks on a note by Dr. G. BAUR, on the Pleurodiran Chelonians, *ibid.*, (6), Vol. 2, p. 352—354.
- , (1889), Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum, London 1889.



- BOULENGER, G. A., (1890), Three skulls of the Green Turtle (*Chelonia midas*), in: Proc. zool. Soc. London (1890), p. 617, 618.
- , (1899), Reptilia and Batrachia, in: Zool. Rec., Vol. 36, p. 1—31.
- BURNE, R. H., (1905), Notes on the muscular and visceral anatomy of the Leathery Turtle (*Dermochelys coriacea*), in: Proc. zool. Soc. London (1905), p. 291—324.
- CAPELLINI, G., (1883), Il Chelonio veronese (*Protosphargis veronensis* Cap.) scoperto nel 1852, nel Cretaceo superiore presso S. Anna di Alfaedo in Valpolicella, in: Mem. Reg. Accad. Lincei, Cl. Sc. fis., mat. e nat. (3), Vol. 18, 1884, p. 291—320.
- , (1897), Le piastre marginali della *Protosphargis veronensis*, in: RC. Sess. Reg. Accad. Sc. Bologna, (N. S.), Vol. 2, (1897—1898), p. 97—113.
- CASE, E. C., (1896), On the osteology and relationships of *Protostega*, in: Journ. Morphol. 1898, Vol. 14, (1897), p. 21—58.
- , (1898), *Toxochelys*, in: Univ. geol. Surv. Kansas., Vol. 4, Palaeontology, Part 1, Topeka 1898, p. 370—385.
- COPE, E. D., (1870), On the homologies of some of the cranial bones of Reptilia and on the systematic arrangement of the class, in: Proc. Amer. Assoc. Adv. Sc., 19. Meeting 1871, p. 194—247.
- , (1871), Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North-America, in: Trans. Amer. phil. Soc. Philadelphia, Vol. 14, p. 1—253.
- , (1872), A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata, in: Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 12, p. 422—433.
- , (1873), On the extinct Vertebrata of the Eocene of Wyoming, with notes on the geology, in: U. S. geol. Surv. Montana, Idaho and Utah, Vol. 6, p. 545—649.
- , (1875 a), Check-list of North American Batrachia and Reptilia, with a systematic list of the higher groups and a essay on geographical distribution, based on the specimens in the U. S. National Museum, in: Bull. No. 1, U. S. nation. Mus.
- , (1875 b), The Vertebrata of the Cretaceous formations of the West, in: Rep. U. S. geol. Surv. Territ., Vol. 2, Washington, p. 98 ff.
- , (1891), BOULENGER on Rhynchocephalians, Testudinata and Crocodilia, in: Amer. Natural., Vol. 25, p. 813—814.
- , (1898), Syllabus of lectures on the Vertebrata, Philadelphia 1898.
- CUVIER, G., (1824), Recherches sur les ossemens fossiles, Vol. 5, Part 2, Paris 1824.
- , (1829), Das Tierreich, Übers. von F. S. VOIGT, nach der 2. vermehrten Aufl., Leipzig 1832.
- DAMES, W., (1894), Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation, in: Palaeont. Abhdl. (DAMES u. KAYSER), Vol. 6, (N. F., Vol. 2), p. 197 bis 220.

- DENDY, A., (1909), The intercranial vascular system of *Sphenodon*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, B., Vol. 200, p. 403—426.
- \*DESCROISILLES, Description de la tortue, le Luth, in: Préc. analyt. Trav. Acad. Roy. Rouen, Vol. 2, (1751—1760), 1816, p. 118—119.
- DOLLO, L., (1886), Première note sur les Chéloniens du Bruxellien, in: Bull. Mus. Roy. Hist. nat. Belg., Vol. 4, p. 75—96.
- , (1888), Première note sur les Chéloniens oligocènes et néogènes de la Belgique, *ibid.*, Vol. 5, p. 59—96.
- , (1901), Sur l'origine de la tortue Luth (*Dermochelys coriacea*), in: Bull. Soc. Roy. Sc. méd. nat. Bruxelles, (1901), p. 1—26.
- , (1903), *Eochelone brabantica*, tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique et l'évolution des Chéloniens marins, in: Bull. Acad. Roy. Belg. (1903), p. 1—62.
- , (1907), Nouvelle note sur les Reptiles de l'Éocène inférieur de la Belgique et des Régions voisines, in: Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol., Vol. 21, p. 1—6.
- FILATOFF, D., (1906), Zur Frage über die Anlage des Knorpelschädels bei einigen Wirbeltieren, in: Anat. Anz., Vol. 29, p. 623—633.
- DE LA FONT, (1729), in: Hist. Acad. Roy. Sc. Paris 1729, p. 8—10.
- FOUGEROUX (1765), *ibid.*, 1765, p. 42—43.
- FRAAS, E., (1902), *Thalassemys marina* E. FRAAS aus dem oberen weißen Jura von Schmaithelm nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten, in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg 1903, p. 72—104.
- FUCHS, H., (1907 a), Untersuchungen über Ontogenie und Phylogenie der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren. I. Mitt. Über den Gaumen der Schildkröten und seine Entwicklungsgeschichte, in: Ztschr. Morph. Anthrop., Vol. 10, p. 409—463.
- , (1907 b), Über das Hyobranchialskelet von *Emys lutaria* und seine Entwicklung, in: Anat. Anz., Vol. 31, p. 33—39.
- , (1907 c), Über die Entwicklung des Operculums der Urodelen und des Distelidiums (*Columella auris*) einiger Reptilien, in: Verh. anat. Ges. (Würzburg) 1907, p. 8—34.
- , (1909), Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeden, in: Anat. Anz., Vol. 35, p. 113—167.
- , (1910), Über das Pterygoid und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere nebst einigen Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Skeletteilen, *ibid.*, Vol. 36, p. 33—95.
- GADOW, H., (1901), Amphibia and Reptiles, in: Cambridge Natural History, London 1901.
- GARMAN, S., (1884 a), The Reptiles of Bermuda, in: Bull. U. S. nation. Mus. 25, Vol. 1, Part 6, p. 285—303.
- , (1884 b), North American Reptiles and Batrachians, in: Bull. Essex Inst., Vol. 16, p. 3—46.

- GARMAN, S., (1908), The Reptiles of Easter Island, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 52, p. 3—14.
- GAUPP, E., (1894), Beiträge zur Morphologie des Schädels. III. Zur vergleichenden Anatomie der Schläfengegend am knöchernen Wirbeltierschädel, in: Morphol. Arb. (SCHWALBE), Vol. 4, p. 77—128.
- , (1900), Das Chondrocranium von *Lacerta agilis*. Ein Beitrag zum Verständnis des Amniotenschädels, in: Anat. Hefte, Vol. 14, p. 433 bis 595.
- , (1902), Über die Ala temporalis des Säugerschädels und die Regio orbitalis einiger anderen Wirbeltierschädel, *ibid.*, Vol. 19, p. 155 bis 239.
- , (1904), Das Hyobranchialskelet der Wirbeltiere, in: *Ergebn. Anat. Entw. gesch.*, Vol. 14, 1905, p. 808—1048.
- , (1905 a), Neue Deutungen auf dem Gebiete der Lehre vom Säugetierschädel, in: *Anat. Anz.*, Vol. 27, p. 273—310.
- , (1905 b), Die Entwicklung des Kopfskelets, in: O. HERTWIG, *Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Vol. 3, Teil 2, p. 573 bis 874, (1906).
- , (1906), Über allgemeine und spezielle Fragen aus der Lehre vom Kopfskelet der Wirbeltiere, in: *Verh. anat. Ges. (Rostock)*, p. 21 bis 68.
- , (1907), Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Morphologie des Schädels von *Echidna aculeata* var. *typica*, in: SEMON, *Forschungsreisen*, Vol. 3, Teil 2, Jena 1908.
- , (1910a), Das Lacrymale des Menschen und der Säuger, in: *Anat. Anz.*, Vol. 36, p. 529—555.
- , (1910b), Säugerpterygoid und Echidnapterygoid nebst Bemerkungen über das Säugerpalatinum und den Processus basipterygoideus, in: *Anat. Hefte*, Vol. 42.
- , (1911), Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere. I. Der Processus anterior (Folii) des Hammers der Säuger und das Goniale der Nichtsäuger, in: *Anat. Anz.*, Vol. 39, p. 97—135.
- GEGENBAUR, C., (1871), Über die Nasenmuscheln der Vögel, in: *Jena. Ztschr. Med. Nat.*, Vol. 7, p. 1—21, (1873).
- , (1872), Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Das Kopfskelet der Selachier, Leipzig 1872.
- , (1898), *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, Vol. 1, Leipzig 1898.
- GERVAIS, P., (1872), *Ostéologie du Sphargis Luth (Sphargis coriacea)*, in: *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris*, Vol. 8, p. 199—228.
- GOETTE, A., (1899), Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (Carapax) der Schildkröten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 66, p. 407 bis 434.
- GRAY, A. A., (1908), An investigation on the anatomical structure and relationships of the labyrinth in the Reptile, the Bird and the Mammal, in: *Proc. Roy. Soc. London, B.*, Vol. 80, p. 507—528.



- GRAY, J. E., (1869), Notes on the families and genera of the Tortoises, and on the characters afforded by the study of their skulls, in: Proc. zool. Soc. London (1869), p. 165—225.
- GROSSER, O. und E. BREZINA, (1895), Über die Entwicklung der Venen des Kopfes und Halses bei Reptilien, in: Morphol. Jahrb., Vol. 23, p. 289—325.
- GÜNTHER, A. C. and G. A. BOULENGER, (1888), Tortoise, in: Encycl. Brit. (Edinburgh), 9. ed., Vol. 23, p. 455—460.
- HASSE, C., (1871), Das Gehörorgan der Schildkröten, in: HASSE, Anat. Studien, Heft 2, Leipzig 1871, p. 235—299.
- HAECKEL, E., (1895), Systematische Phylogenie, Vol. 3, Berlin 1895.
- HAY, O. P., (1895), On certain portions of the skeleton of *Protostega gigas*, in: Publ. Field Columbian Mus., Zool. Ser., Vol. 1, p. 55 bis 62.
- , (1896), On the skeleton of *Toxochelys latiremis*, *ibid.*, Vol. 1, p. 101 bis 106.
- , (1898), On *Protostega*, the systematic position of *Dermochelys*, and the morphogeny of the Chelonian carapace and plastron, in: Amer. Natural., Vol. 32, p. 929—948.
- , (1902), Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North-America, in: U. S. geol. Survey, Washington 1902.
- , (1908), The fossil Turtles of North America, (CARNEGIE Inst.), Washington 1908.
- HAYCRAFT, J. B., (1892), The development of the Carapace of the Chelonia, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 36, p. 335—342.
- HOFFMANN, B., (1882), Die Thränenwege der Vögel und Reptilien, in: Ztschr. Naturwiss. (4), Vol. 1, (der ganzen Reihe Vol. 55), p. 375 bis 410 und p. 443—479 (und Diss., Halle 1882).
- HOFFMANN, C. K., (1890), Chelonii, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich., Vol. 6, Abt. 3.
- HOWES, G. B. and H. H. SWINNERTON, (1901), On the development of the skeleton of the Tuatara (*Sphenodon punctatus*), in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 14, Part. 1, p. 1—86.
- HUXLEY, TH., (1858), Theory of the vertebrate skull; Croonian lecture, in: Proc. Roy. Soc. London 1858.
- JAECKEL, O., (1902), Über *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten, in: N. Jahrb. Min. Geol. Palaeont. Vol. 1, p. 127—144.
- KINGSLEY, J. S. (1905), The bones of the Reptilian lower jaw, in: Amer. Natural., Vol. 39, p. 59—64.
- KÖLLIKER, A., (1848), Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbeltiere, in: Ber. 2, zoot. Anst. Würzburg (1849), p. 35—52.
- KÜSTLIN, O., (1844), Der Bau des knöchernen Kopfes in den 4 Klassen der Wirbeltiere, Stuttgart 1844.

- KRAUSS, F., (1873), The skeleton of *Sphargis coriacea* from Surinam, in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), Vol. 12, p. 77.
- LYDEKKER, R., (1889a), On remains of Eozoic and Mesozoic Chelonia and a tooth of (?) *Ornithopsis*, in: Quart. Journ. geol. Soc. London, Vol. 45, p. 227—246.
- , (1889b), Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia of the British Museum, Part 3, London 1889.
- MECKEL, J. F., (1818), Über das Zungenbein der Amphibien, in: Deutsch. Arch. Physiol., Vol. 4, p. 223—243.
- MERREM, BL., (1820), Tentamen systematis amphibiorum, Marburg 1820.
- V. MIHALKOWICS, V., (1899), Nasenhöhle und Jacobsonsches Organ, in: Anat. Hefte, Vol. 11, p. 1—107.
- MOLINA, J. J., (1786), Versuch einer Naturgeschichte von Chili, Übers. v. BRANDIS, Leipzig 1786.
- MONKS, P. S., (1878), The columella and stapes in some North-American Turtles, in: Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 17, p. 335—337.
- NOACK, H., (1906), Über die Entwicklung des Mittelohrs von *Emys europaea* nebst Bemerkungen zur Neurologie dieser Schildkröte, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 69, (und Diss. Marburg 1906, p. 1—38).
- OLT, A., (1906), Das Aufkleben mikroskopischer Schnitte, in: Ztschr. wiss. Mikrosk., Vol. 23, p. 323—328.
- OSAWA, G., (1898), Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 51, p. 481—691.
- OWEN, R., (1880), Fossil Reptilia of the London Clay. II, 1, in: Trans. palaeont. Soc. London, Vol. 1880, p. 1—4.
- PALMER, W., (1909), Description of a new species of Leatherback Turtle from the Miocene of Maryland, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 36, p. 369—373.
- PARKER, K. W., (1880), Report on the development of the Green Turtle (*Chelonia viridis* SCHNEID.), in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 1.
- , (1881), On the structure and the development of the skull in the Crocodilia, in: Trans. zool. Soc. London, Vol. 11, p. 263—310.
- PARKER, K. W. und G. F. BETTANY, (1879), Die Morphologie des Schädels, Übers. v. B. VETTER.
- \*PENNANT, TH., (1771), in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 61, p. 271.
- , (1778), De deux tortues d'une nouvelle espèce, dans une lettre au Docteur Maty Sec. R. S., in: Observations sur la Physique, sur l'Histoire naturelle et sur les Arts, Suppl. Vol. 13, p. 230—234, Paris 1778.
- PETER, K., (1901), Die Entwicklung des Geruchsorgans und Jacobsonsches Organs in der Reihe der Wirbeltiere, in: O. HERTWIG, Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 2, Teil 2, Jena 1906, p. 1—82.

- PHILIPPI, R. A., (1899), *Las Tortugas Chilenas*, in: *An. Univ. Chile* Santiago, Vol. 104, p. 727—736.
- POIRET, (1785), *Reise in die Barbarey*, Vol. 1, Übers., Straßburg 1789.
- RABL, C., (1903), *Probleme der Morphologie*, in: *Verh. anat. Ges. (Heidelberg)*, p. 154—190.
- , (1910), *Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere*, Leipzig 1910.
- RANZANI, C., (1834), *De Testudine coriacea marina*, in: *Nov. Comment. Bonon.*, Vol. 1, p. 143 ff.
- RATHKE, J. H., (1846), *Über die Luftröhre, die Speiseröhre und den Magen von Sphargis coriacea*, in: *Arch. Anat. Physiol.*, (1846), p. 292—294.
- , (1848), *Über die Entwicklung der Schildkröten*. Braunschweig 1848.
- , (1857), *Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier*, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math. naturw. Kl.*, Vol. 13, Abt. 2, p. 51—142.
- RETZIUS, G., (1884), *Das Gehörorgan der Wirbelthiere. 2. Das Gehörorgan der Reptilien, Vögel und Säugethiere*. Stockholm 1884.
- RONDELET, G., (1554), *De piscibus marinis*, Lib. 16, cap. 4, p. 450 bis 452, Lugduni 1554.
- RÜTIMEYER, L., (1873), *Über den Bau von Schale und Schädel bei lebenden und fossilen Schildkröten*, in: *Verh. naturf. Ges. Basel*, Vol. 6, (1874—1878), p. 3—137.
- SCHAUINSLAND, H., (1900), *Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hatteria*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 56, p. 746—867.
- , (1903), *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. 1. Sphenodon, Callorhynchus, Chamaeleo*, in: *Zoologica*, Vol. 16, p. 1—98.
- SCHLEGEL, H., (1838), *Les Chéloniens*, in: PH. FR. v. SIEBOLD, *Fauna japonica; Reptilia*. Leyden 1842.
- SCHNEIDER, J. G., (1783), *Allgemeine Naturgeschichte der Schildkröten*, Leipzig 1783.
- SCHÖPF, J. D., (1788), *Reise durch einige der nordamerikanischen Staaten*. Vol. 1, Erlangen 1788.
- , (1792), *Historia testudinum*, Erlangen 1792.
- SEARS, J. H., (1886), *Dermatochelys coriacea*, Trunkback or Leathery Turtle, in: *Bull. Essex Inst.*, Vol. 18, p. 87—94.
- SEELEY, H. G., (1880), *Note on Psephophorus polygonus*, in: *Quart. Journ. geol. Soc. London*, Vol. 36, p. 406—413.
- SEYDEL, O., (1896), *Über die Nasenhöhle und das Jacobson'sche Organ der Land- und Sumpfschildkröten*, in: *Festschr. GEGENBAUR*, Vol. 2, p. 387—486, Leipzig 1896.
- , (1899), *Über Entwicklungsvorgänge an der Nasenhöhle und am Mundhöhlendache von Echidna nebst Beiträgen zur Morphologie des peri-*



- pheren Geruchsorgans und des Gaumens der Wirbeltiere, in: SEMON, Forschungsreisen, Vol. 3, Teil 2, Lief. 3.
- SIEBENROCK, F., (1893), Zur Osteologie des Hatteria-Kopfes, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Abt. 1, Vol. 102, p. 250 bis 268.
- , (1897), Das Kopfskelet der Schildkröten, *ibid.*, Vol. 106, p. 245 bis 326.
- , (1898), Über den Bau und die Entwicklung des Zungenbeinapparates der Schildkröten, in: Ann. naturh. Hofmus. Wien, Vol. 13, p. 424—437.
- , (1909), Synopsis der rezenten Schildkröten, in: Zool. Jahrb. Suppl. 10, p. 427—618.
- SOLGER, B., (1876), Beiträge zur Kenntnis der Nasenwandung und besonders der Nasenmuscheln der Reptilien, in: Morphol. Jahrb., Vol. 1, p. 467—497.
- SPURGAT, FR., (1895), Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Nasen- und Schnauzenknorpel des Menschen und der Tiere, in: Morphol. Arb. (SCHWALBE), Vol. 5, 1896, p. 555—612.
- STEJNEGER, L., (1907), Herpetology of Japan and adjacent territories, in: Bull. 58. U. S. Nat. Mus.
- STRAUCH, A., (1862), Chelonologische Studien, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg (7), Vol. 5, No. 7.
- , (1865), Bei Verteilung der Schildkröten über den Erdball, *ibid.*, Vol. 8, No. 13.
- , (1890), Bemerkungen über die Schildkrötensammlung im zoologischen Museum der Kais. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg, *ibid.*, Vol. 38, (1891), No. 2.
- SUSCHKIN, P., (1899), Zur Morphologie des Vogelskelets. I. Der Schädel von *Tinnunculus*, in: Nouv. Mém. Soc. Imp. Nat. Moscou, Vol. 16 p. 1—163, Moscou 1898—1905.
- VAILLANT, L., (1877), Remarques sur la classification et les affinités réciproques des Chéloniens, in: Bull. Soc. philom. Paris (7), Vol. 1, p. 54—58.
- , (1894), Essai sur la classification générale des Chéloniens, in: Ann. Sc. nat. (7), Zool., Vol. 16, p. 331—345.
- , (1896), Remarques sur l'appareil digestif et le mode d'alimentation de la Tortue Luth, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 123, p. 654—656.
- \*VANDELLIUS, (1761), Ad LINNAEUM; epistola de *Holothuria* et *Testudine coriacea*, Patavii 1761.
- VERSLUYS, J., (1899), Die mittlere und äußere Ohrsphäre der Lacertilia und Rhynchocephalia, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., p. 161—406.
- , (1906), Een goed ontwikkelt parasphenoid bij *Dermochelys*, in: Tijdschr. Nederl. dierk. Ver. (2), Vol. 10, Afl. 3, Versl. Vergad. 29. Sept. 1906, p. 18.

- VERSLUYS, J., (1909), Ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* LINN., in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., p. 279—294.
- , (1910), Bemerkungen zum Parasphenoid von *Dermochelys*, in: Anat. Anz., Vol. 36, p. 487—495.
- VOELTZKOW, A., (1905), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien V. Epiphyse und Paraphyse bei Krokodilen und Schildkröten, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M., Vol. 27, p. 163—178.
- VOGT, C., (1840), Beiträge zur Neurologie der Reptilien, in: N. Denkschr. allg. Schweiz. Ges. ges. Naturw. Vol. 4, p. 1—60.
- WAGLER, J., (1830), Natürliches System der Amphibien. München, Stuttgart und Tübingen 1830.
- WEBER, M., (1904), Die Säugetiere, Jena 1904.
- WIELAND, G. R., (1896), *Archelon ischyros*; a new gigantic Cryptodire Testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 152, (4 ser., Vol. 1), p. 399—412.
- , (1898), The Protostegan plastron., *ibid.*, Vol. 155, (4 ser., Vol. 5), p. 15—20.
- , (1900a), The skull, pelvis and probable relationships of the huge Turtles of the genus *Archelon* from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota, *ibid.*, (4), Vol. 9, p. 237—251.
- , (1900b), Some observations on certain well-marked stages in the evolution of the Testudinate Humerus, *ibid.*, (4), Vol. 9, p. 413—425.
- , (1902), Notes on the Cretaceous Turtles *Toxochelys* and *Archelon*, with a classification of the marine Testudinata, *ibid.*, (4), Vol. 14, p. 95—108.
- , (1906a), Plastron of the Protosteginae, in: Ann. CARNEGIE Mus., Vol. 4, p. 8—14.
- , (1906b), The osteology of *Protostega*, in: Mem. CARNEGIE Mus. Pittsburgh, Vol. 2, p. 279—304.
- , (1909), Revision of the Protostegidae, in: Amer. Journ. Sc. (4), Vol. 17, p. 101—130.
- WILLISTON, S. W., (1898), *Desmatochelys Lowii*, in: Univ. geol. Surv. Kansas, Topeka, Vol. 4, p. 353—368.
- , (1903), North American Plesiosaurs, Part 1, in: Publ. Field Columbian Mus., geol. ser., Vol. 2, 1903—1907, p. 1—77.
- , (1910), A mounted skeleton of *Platecarpus*, in: Journ. Geol. Vol. 18, p. 537—541.
- WINKLER, T. C., (1869), Des tortues fossiles conservées dans le Musée Teyler et dans quelques autres musées, in: Arch. Mus. Teyler, Vol. 2, p. 1—151.
- WOODWARD, A. SMITH, (1887), On „Leathery-Turtles“ recent and fossil, and their occurrence in British Eocene deposits, in: Proc. Geol. Assoc., Vol. 10, p. 2—14.
- \*ZANOTTI, (1757), in: Comment. di Bologna 1757, p. 17.

- ZITTEL, K. A., (1887), Handbuch der Palaeontologie, Abt. 1, Palaeozoologie. 3. Vertebrata. München und Leipzig, 1887—1890.
- ZÜCKERKANDL, E., (1908), Das Jacobson'sche Organ, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 18, 1910, p. 801—843.

### Erklärung der Abbildungen.

- a* Lücke zwischen Trabekel und der Leiste des Pterygoids (*pl*);  
*aa* Lücke im rechten Planum supraseptale des reifen Embryos von *Chelonia*;  
*ang* Angulare;  
*ap. l. r. s. t* Apertura lateralis recessus scalae tympani;  
*arc. o* Arcus occipitalis;  
*art. ce* Arteria cerebralis;  
*art. fac* Arteria facialis;  
*art. pn* Arteria palatinonasalis;  
*b* Gefäßloch in der lateralen Ohrkapselwand der *Dermochelys*-Embryonen;  
*bb* Öffnung in der Knorpelleiste (*kl*) am Septum nasi von *Chelydra*;  
*b. dr* BOWMAN'sche Drüsen;  
*bg* Bindegewebe (in Fig. A);  
*bi* straffes Bindegewebe als hinterer Abschluß der Incisura columellae auris;  
*bm* bindegewebige Scheidewand am Eingange des Recessus medialis der Nase;  
*bn* Bindegewebsstränge bei *Dermochelys*, an dem Platze der Descensus parietales der übrigen Schildkröten;  
*bocc* Basioccipitale;  
*bp* Basalplatte;  
*bp'* Reste der knorpiligen Basalplatte bei der erwachsenen *Dermochelys*;  
*bpl* Leiste unten seitlich an der Basalplatte von *Chelydra* (Processus basipterygoideus?);  
*bs* Basisphenoid;  
*bw* Bindegewebe als Seitenwand des Cavum cranii in der Orbitalregion von *Chelydra*;  
*c* Fortsatz vom Subiculum infundibuli nach unten beim reifen Embryo von *Chelydra*, ein Gefäß umgreifend;  
*c'* geschlossenes Gefäßloch bei der halberwachsenen *Chelydra*, durch stärkere Ausbildung von *c* entstanden;  
*ca. hy* Cartilago hypochiasmatica;  
*ca. me* Cartilago Meckelii;



- can. car* Canalis caroticus;  
*can. cav* Canalis cavernosus;  
*can. g* Kanal für ein Gefäß im Prooticum von *Dermochelys* (S. 32) entspricht *b* beim Embryo);  
*can. hpl* Canalis hypoperilymphaticus;  
*can. hpl'* vordere der beiden hinteren Öffnungen des linken Canalis hypoperilymphaticus bei A;  
*can. s. a* Canalis semicircularis anterior;  
*can. s. e* Canalis semicircularis externus;  
*can. s. p* Canalis semicircularis posterior;  
*car. i* Carotis interna;  
*ca. sph* Cartilago sphenoethmoidalis;  
*ca. sph'* unvollständige Cartilago sphenoethmoidalis beim Embryo von *Chelonia*;  
*c. br. I* Cornu branchiale I;  
*c. br. II* Cornu branchiale II;  
*c. c* Cavum cranii;  
*c. co* Cavum cochleare;  
*c. g* cavernöses Gewebe;  
*ch* Chorda;  
*cha* Choanenausschnitt;  
*c. hy* Cornu hyale;  
*co. hy* Corpus hyale;  
*col. au* Columella auris;  
*col. au. f* Fußplatte der Columella auris;  
*col. au. i* Insertionsteil der Columella auris;  
*cpe* Stellen mit Cylinderplasterepithel in der Nase der *Dermochelys*-Embryonen;  
*cr. boce* Crista basioccipitalis;  
*cr. bs* Crista basisphenoidalis;  
*d* Rest einer Spange zwischen Fenestra oculomotoria und trochlearis beim Embryo von *Chelonia*;  
*dd* Stelle der Verschmelzung zwischen Septum nasi und Pars paraseptalis hinter dem Foramen praepalatinum bei den Embryonen von *Chelonia* und *Chelydra*;  
*dent* Dentale;  
*d. m* Dura mater;  
*d. nph* Ductus nasopharyngeus;  
*d. pl* Ductus perilymphaticus;  
*d. s* Dorsum sellae;  
*e* Venenloch in der medialen Ohrkapselwand von *Chelydra*;  
*ee* Foramen im Planum suprasedale von *Dermochelys* VII, dem Foramen epiopticum von *Lacerta* entsprechend (?);  
*ee'* Homologon von *ee* bei A (?);  
*eg* Einführungsgang der Nase;  
*eh* Epipterygoidhöcker des Processus pterygoideus bei *Dermochelys*;  
*epibr. I* Epibranchiale I;  
*exocc* Exoccipitale;

- f* Leiste auf dem Pterygoid (S. 43);  
*f. af* Fossa acusticofacialis;  
*f. art. fac* Foramen arteriae facialis;  
*f. can. alv* Foramen canalis alveolaris;  
*f. car. int* Foramen carotidis internae;  
*f. cav* Foramen cavernosum;  
*fe. ifo* Fenestra infraorbitalis;  
*fe. io* Fenestra septi interorbitalis;  
*f. el* Foramen endolymphaticum;  
*fe. na* Fenestra narina;  
*fe. ov* Fenestra ovalis;  
*fe. ov'* Incisur der Fenestra ovalis im Opisthoticum und Prooticum  
*fe. po* Fenestra postotica;  
*fe. s. n* Fenestra septi nasi;  
*fe. str* Fenestra supratrabecularis;  
*fe. str'* Rest der Fenestra supratrabecularis bei der erwachsenen *Dermochelys* VII;  
*f. ext. VII* Foramen externum nervi facialis;  
*f. ext. IX* Foramen externum nervi glossopharyngei;  
*f. ext. XII* Foramen externum nervi hypoglossi;  
*fe. II* Fenestra optica;  
*fe. III* Fenestra oculomotoria;  
*fe. IV* Fenestra trochlearis;  
*f. e. V. nas. l* Austrittsöffnung für den lateralen Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini bei *Chelonia* und *Chelydra*;  
*ff* Öffnungen im Planum suprasedale des Embryos von *Chelydra*;  
*fi. me* Fissura metotica;  
*f. inc* Foramen incisivum;  
*f. int. VII* Foramen internum nervi facialis;  
*f. int. IX* Foramen internum nervi glossopharyngei;  
*f. int. XII* Foramen internum nervi hypoglossi;  
*fi. on* Fissura orbitonasalis;  
*fi. on'* Öffnung bei *Chelydra*, die der Fissura orbitonasalis mit dem Foramen olfactorium entspricht;  
*f. jug. ant* Foramen jugulare anterius bei Erwachsenen (ein Teil der Fissura metotica der Embryonen);  
*f. m* Foramen magnum;  
*fo. ma* Fovea major;  
*fo. te* Fossa temporalis;  
*f. pl* Foramen perilymphaticum;  
*f. pl'* Incisur für das Foramen perilymphaticum im Opisthoticum;  
*f. prp* Foramen praepalatium;  
*fr* Frontale;  
*f. sph* Foramen sphenoidale (für V, 1 und 2);  
*f. I* Foramen olfactorium;  
*f. V* Foramen prooticum (für den ganzen Trigemini);  
*f. V. nas. l* Foramen für den lateralen Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini;

- f. V. nas. m* Foramen für den medialen Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini (bei *Dermochelys* B);  
*f. VI* Foramen nervi abducentis;  
*f. VIII, 1* Foramen anterius nervi acustici;  
*f. VIII, 2* Foramen posterius nervi acustici;  
*f. VIII, m* Foramen mediale nervi acustici bei *Chelydra*;  
*g* Gefäßöffnung in der medialen Ohrkapselwand der erwachsenen *Chelonia*;  
*gd* Grube für die Symphyse der Dentalia am Schädel;  
*gl'* Grube für die Symphyse der Dentalia am ganzen Kopfe (VII);  
*gg* Öffnung im Planum suprasedptale von *Dermochelys* (VII);  
*gl. e* Glandula nasalis externa;  
*gl. m* Glandula nasalis medialis;  
*go* Goniale;  
*gr* Grenzfurche hinten zwischen Basisphenoid und Parasphenoid; bei III;  
*gr'* Grenzfurche vorn zwischen Basisphenoid und Parasphenoid (unter der Trabekel); bei VII;  
*gw* Grenzwall in der Nase von *Chelydra*;  
*h* Lücke zwischen den Gaumenfortsätzen der Intermaxillaria am Schädel von *Dermochelys*;  
*hh* Öffnung im Planum suprasedptale von *Dermochelys* VII;  
*hk* knorpeliges Dach des Ductus nasopharyngeus bei *Chelonia*;  
*ho* Hornschicht der Kiefer;  
*hp* Hornpapillen im Munddache von *Dermochelys*;  
*hs* horizontaler Spalt in der Paries nasi von *Chelydra* (S. 162);  
*hy* Hypophysis cerebri;  
*i* Lücken im Septum interorbitale des Embryos von *Chelydra*;  
*ii* Lücken im Planum suprasedptale von *Dermochelys* B;  
*imax* Intermaxillare;  
*imax'* Gaumenfortsätze des Intermaxillares;  
*i. na* innere Nasenöffnung;  
*inc. col. au* Incisura columellae auris;  
*inc. c. s. a* Incisura canalis semicircularis anterioris;  
*inc. c. s. e* Incisura canalis semicircularis externi;  
*inc. c. s. p* Incisura canalis semicircularis posterioris;  
*inc. g* Ausschnitt für ein Gefäß (?) über dem Foramen posterius nervi acustici bei III;  
*inc. io* Ausschnitt im Septum interorbitale;  
*inc. jug. post* Incisura jugularis posterior;  
*inc. V. nas. m* Ausschnitt für den medialen Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini (bei *Dermochelys* A);  
*inc. VI* Incisura nervi abducentis am *Dermochelys*-Schädel;  
*inc. VIII, 2* Incisura posterius nervi acustici (bei III links und IV rechts; intra vitam durch Knorpel zum Foramen ergänzt);  
*itr* Intertrabecula;  
*itr'* hinterer Rest der Intertrabecula bei *Dermochelys* A und VII;  
*itr''* vorderer Rest der Intertrabecula bei *Dermochelys* A und VII;  
*jug* Jugale;



- k* durch die mediane Ohrkapselwand der Embryonen von *Dermochelys* tretendes Gefäß (Fig. C und D);  
*kco* Knorpelkappe des Condylus occipitalis;  
*kk* am Solum nasi des *Chelonia*-Embryos liegendes isoliertes Knorpelstück (S. 152);  
*kl* Knorpelleiste am Septum nasi von *Chelydra*;  
*kl'* umgebogener hinterer Teil von *kl*;  
*kn'* proximaler Knorpelrest des Cornu branchiale I von *Dermochelys*;  
*kn''* distaler Knorpelrest des Cornu branchiale I von *Dermochelys*;  
*kna* Knochenauswuchs am Pterygoid (S. 46);  
*knl* Knorpelrest zwischen Supraoccipitale und Opisthoticum bei *Dermochelys* VII;  
*ko* knorplig gebliebene mediane Ohrkapselwand bei den Erwachsenen;  
*kp* Knorpelplatte über der Basalplatte von *Dermochelys* VII;  
*k.pr.pa* knorpliges Ende des Processus paroticus;  
*kw* Knörpelwulst am Septum von *Chelonia*;  
*l* Lücke zwischen Supraoccipitale, Opisthoticum und Prooticum am mace-rierten Schädel;  
*la* Knochenlamelle an der Innenseite des Angulare (S. 67);  
*le* an das Schädeldach hinten ansetzende Lederhaut;  
*le'* }  
*le''* } Leisten in der Pars respiratoria der Nase von *Chelydra*;  
*le'''* }  
*lg* Lagena;  
*l.gf* laterale Grenzfalte;  
*ll* Lücke im Planum suprasedale bei *Dermochelys* A (S. 129);  
*l.o* Laquaeus oweni;  
*m* mittlerer Vorsprung am Vorderrande des Basisphenoids von *Dermochelys* (S. 40);  
*max* Maxillare;  
*m.gf* mediale Grenzfalte;  
*mh* Mundhöhle;  
*ml* Muschelleiste von *Dermochelys* und *Chelonia*;  
*ml'* Einbuchtung an der Außenseite der Paries nasi an der Stelle, wo innen die Muschelleiste abgeht;  
*mm* Öffnung in der Muschelleiste von *Dermochelys*;  
*mw* Muschelwulst von *Chelydra*;  
*mw'* Einbuchtung in der Paries außen am Muschelwulst;  
*n* Knochenfortsatz des Prooticums (S. 30);  
*nf* Foramen in dem Fortsatze *n* (S. 31);  
*ni* Nische zwischen Septum nasi und Pars parasedalis;  
*nn* Öffnung in der Muschelleiste von *Dermochelys*, vor *mm*;  
*n.pal* Nervus palatinus (Ramus palatinus nervi facialis);  
*o* dünnste Stelle an der Oberfläche des Schädeldaches von *Dermochelys*;  
*oc* Stelle des Ossifikationszentrums im Corpus hyale von *Dermochelys* VII;  
*ok* knorplige Ohrkapsel;  
*oo* Lücke in der Paries nasi von *Chelydra*;  
*opot* Opisthoticum;

- or. c. p* Orificium canalis semicircularis posterioris;  
*p* Fortsatz des Supraoccipitales (S. 25);  
*pal* Palatinum;  
*pal. k* Kante am Palatinum, Rudiment eines Processus palatinus;  
*pa. n* Paries nasi;  
*p. ant* Pars anterior des JACOBSON'schen Organs (?);  
*par* Parietale;  
*par'* Descensus parietalis;  
*p. ech* Pars ectochoanalis;  
*pess. a* Pessulus anterior;  
*pess. e* Pessulus externus;  
*pess. p* Pessulus posterior;  
*pf* Parietalloch (?);  
*p. inf* Pars inferior des JACOBSON'schen Organs (?);  
*pi. p* Pila prootica;  
*pl* Pterygoidleiste, die bei *Dermochelys* Canalis caroticus und Canalis cavernosus zu trennen sucht;  
*pl. ao* Planum antorbitale;  
*pl. ss* Planum suprasedale;  
*p. olf* Pars olfactoria;  
*po* Postfrontale;  
*pp* Knorpelspange über der knorpeligen Umhüllung des Recessus inferior in der *Chelonia*-Nase (S. 156);  
*p. pse* Pars parasedalis;  
*p. pse'* unterer Teil der hinteren geteilten Pars parasedalis bei *Dermochelys* A;  
*p. pse''* Vorsprung der Pars parasedalis bei *Dermochelys* B (S. 152);  
*pr. alv* Processus alveolaris des Maxillares;  
*pr. art* Processus articularis des Quadratus;  
*pr. br* Processus branchialis des Corpus hyale;  
*pr. cl* Processus clinoides des Basisphenoids;  
*prfr* Praefrontale;  
*prfr'* Vertikalplatte des Praefrontales;  
*pr. hy* Processus hyalis  
*pr. ling* Processus lingualis  
*pr. med* Processus medialis } des Corpus hyale;  
*pr. m. p* Processus maxillaris posterior;  
*prnk* Pränasalknorpel;  
*prot* Prooticum;  
*pr. pa* Processus paroticus;  
*pr. pal* Processus palatinus;  
*pr. prfr* Processus praefrontalis des Maxillares;  
*pr. pter* Processus pterygoideus des Quadratus;  
*pr. pter. f* Furche für den Processus pterygoideus im Pterygoid;  
*pr. sq* Processus squamosus des Squamosums;  
*ps* Parasphenoid;  
*p. sup* Pars superior des JACOBSON'schen Organs (?);  
*pter* Pterygoid;  
*q* Fortsatz des Prooticums (S. 32);

- qj* Quadratojugale;  
*qp* von Quadratum und Pterygoid gebildeter Fortsatz unter der Incisura columellae auris;  
*qua* Quadratum;  
*r. bs* Rostrum basisphenoidale;  
*rec. amp. post* Recessus ampullae posterioris;  
*rec. dn* Recessus des Ductus nasopharyngeus von *Chelydra*;  
*rec. i* Recessus inferior der Nase bei *Chelonia*;  
*rec. i'* Rest des medialen Teils des Recessus inferior bei *Dermochelys*;  
*rec. i. k* Hohlraum im Knorpelskelet für *rec. i* bei *Chelonia*;  
*rec. i. k'* Hohlraum im Knorpelskelet für *rec. i'* bei *Dermochelys*;  
*rec. m* Recessus medialis der Nase von *Chelonia* und *Dermochelys*;  
*rec. p. s. s. utr* Recessus pro sinu superiore utriculi;  
*rec. s* Recessus superior der Nase von *Chelonia* und *Dermochelys*;  
*rec. s. k* Hohlraum im Knorpelskelet für *rec. s*;  
*r. pa* Reste der Paries nasi in der Umrahmung des Einführungsganges bei *Dermochelys*;  
*r. p. p* Ramus petrosus profundus des Sympathicus;  
*r. ps* Rostrum parasphenoidale;  
*rr* Öffnung in der Paries nasi von *Chelonia*, für einen Ast des Nervus palatinus und Gefäße;  
*rr'* *rr* entsprechende Öffnung in der Paries nasi von *Chelydra*, aber relativ tiefer gelegen;  
*s* Lücke in der linken Ohrkapselwand des Embryos von *Chelydra* (Fig. F);  
*sa. el* Saccus endolymphaticus;  
*sang* Supraangulare;  
*s. c* Sinus cavernosus;  
*scl* Sclera;  
*scl. ri* Knochenplättchen des Scleroticalringes;  
*se. io* Septum interorbitale;  
*se. n* Septum nasi;  
*soce* Supraoccipitale;  
*so. n* Solum nasi;  
*sp* Spalt in der Pterygoidleiste *pl*;  
*sp. se* Spalt zwischen Pars paraseptalis und Septum nasi hinter dem Foramen praepalatinum bei *Dermochelys* und *Chelydra*;  
*sp. se'* Naht bei *Chelonia* an Stelle von *sp. se*;  
*sp. so* Spalt zwischen Pars paraseptalis und Septum nasi vor dem Foramen praepalatinum bei *Chelonia*;  
*sp. so'* Reste von *sp. so* bei *Dermochelys*;  
*sq* Squamosum;  
*ss* Spalt in der Paries nasi von *Chelonia*;  
*su. art. fac* Sulcus arteriae facialis;  
*su. i* Subiculum infundibuli;  
*t* isoliertes Knorpelstück an der inneren Ohrkapselwand von *Dermochelys* B;  
*t. aud* Tuba auditiva;  
*tb* Tuberculum basioccipitale;  
*tb. k* knorpelige Anlage des Tuberculum basioccipitale;



- t. c* Tectum cranii;  
*t. c'* vorderes isoliertes Stück des Tectum cranii bei *Chelydra*;  
*tc. n* Tectum nasi;  
*tr* Trabecula;  
*tra* Trachea;  
*tr. c* Trabecula communis;  
*trl* Trabekelleiste am Rande des Rostrum basisphenoidale von *Chelonia*;  
*t. str* Taenia supratrabecularis;  
*t. str'* Reste der Taenia supratrabecularis bei *Dermochelys* VII;  
*t. str''* Reste der Taenia supratrabecularis beim *Chelonia*-Embryo;  
*tu. ba* Tuberculum basale;  
*tt* Öffnung in der Knorpelleiste unten am Tectum nasi beim *Dermochelys*-Embryo;  
*u* Nervenloch in der Knorpelleiste am Septum nasi von *Chelydra* (S. 151);  
*v. j* Vena jugularis;  
*vo* Vomer;  
*vpf* Vorsprung des Vomers gegen die untere mediale Ecke der Vertikalplatte des Praefrontales;  
*vs* vertikale Scheidewand zwischen Pars olfactoria und respiratoria in der Nase von *Dermochelys* und *Chelonia*;  
*vs'* Falte bei *Chelydra*, die *vs* vielleicht entspricht;  
*vsk* knorpelige Stütze für *vs*;  
*vs'k* knorpelige Stütze für *vs'*;  
*vr* Knorpelvorsprung nach vorn an der Eintrittsstelle des lateralen Astes des Ramus ethmoidalis nervi trigemini bei *Dermochelys* B (S. 165);  
*w* Öffnung in der Pars paraseptalis von *Chelonia* (S. 152);  
*w'* Öffnung in der Pars paraseptalis von *Dermochelys* A (S. 153);  
*x* Knochenhöcker, bzw. Knochenlamelle, die die Incisura bzw. das Foramen jugulare posterius abgrenzt;  
*yy* Foramen im Planum antorbitale der Embryonen von *Dermochelys* (S. 165);  
*z* Öffnung in der Pars paraseptalis von *Chelonia* (S. 152);  
*z'* Spalt in der Pars paraseptalis von *Dermochelys* A (S. 153);  
*1—9* Öffnungen in Tectum und Paries nasi der *Dermochelys*-Embryonen;  
*1,1* Sonde durch den Canalis nervi facialis im Prooticum;  
*2,2* Sonde durch das Foramen rami anterioris nervi acustici im Prooticum;  
*I* Nervus olfactorius;  
*II* Nervus opticus;  
*III* Nervus oculomotorius;  
*IV* Nervus trochlearis;  
*V* Nervus trigeminus;  
*V, lat* (in der Nase) lateraler Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini;  
*V, med* (in der Nase) medialer Ast des Ramus ethmoidalis nervi trigemini;  
*VI* Nervus abducens;  
*VII* Nervus facialis;  
*VIII* Nervus acusticus;  
*IX* Nervus glossopharyngeus;  
*X (+ XI)* Nervus vagus (+ accessorius);  
*XII* Nervus hypoglossus.

## Tafel 1.

Fig. 1. *Dermochelys coriacea*, Schädel I, Gaumenansicht. Der im Original vorn rechts lädierte Vomer ist auf der Tektur durch eine unterbrochene Linie ergänzt. 1:3.

Fig. 2. *Dermochelys coriacea*, Schädel I, von oben. Auf der Tektur ist der Umriß des rechten Intermaxillares in der Lücke *h* ergänzt, da der Gaumenfortsatz dieses Knochens am Original abgebrochen ist. 1:3.

Fig. 3. *Dermochelys coriacea*, Schädel II, Schädeldach von innen. 1:3.

Fig. 4. *Dermochelys coriacea*, Schädel I, von hinten. 1:3.

Fig. 5. *Dermochelys coriacea*, Schädel I, von der Seite. 1:3.

Fig. 6. *Dermochelys coriacea*, Schädel I, von vorn, mit dem Unterkiefer. 1:3.

## Tafel 2.

Fig. 7. *Dermochelys coriacea*, Schädel III. Die paarigen Knochen der rechten Hälfte des Schädels sind entfernt. Außerdem fehlen (am Originale) der Vomer, das linke Intermaxillare, die Vertikalplatte des linken Praefrontales und ein Teil des linken Palatinums. 1:3.

Fig. 8. *Dermochelys coriacea*, Schädel III. Das Schläfendach der linken Seite ist entfernt, um die Knochen, die das Cavum cranii in der Occipital- und Labyrinthregion begrenzen, von außen zu zeigen. Außer dem Vomer fehlen auf der rechten Seite Praefrontale, Intermaxillare und Palatinum. Das abgebildete Palatinum ist das linke. 1:3.

Fig. 9. *Dermochelys coriacea*, Schädel III. Vorderansicht des Dorsum sellae und seiner Umgebung. Die Schläfendecken und das Supraoccipitale sind fortgenommen. Das linke (am Originale allein vorhandene) Palatinum ragt stark nach vorn vor und stört deshalb etwas, ließ sich aber nicht wohl in der Figur oder am Originale entfernen. 1:2.

Fig. 10. *Dermochelys coriacea*, Objekt VII. Das Zungenbein von oben. 1:3.

Fig. 11. *Dermochelys coriacea*, Schädel III. Die drei das Labyrinth beherbergenden Knochen und das Quadratum der linken Seite von innen. Das Supraoccipitale ist aus seiner natürlichen Lage am Schädel nach oben und außen, das Opisthoticum nach hinten und außen und das Prooticum nach vorn und außen gedreht, um die Hohlräume des knöchernen Labyrinths zu zeigen. 1:2.

Fig. 12. *Dermochelys coriacea*, Kopf von Objekt VII, von hinten gesehen. Der Kopf ist etwas rechts (hinten weiter rechts als vorn) von der Mediane durchsägt und nur die linke Hälfte abgebildet. Das Skelet ist hinten freipräpariert. 1:2.

Fig. 13. *Dermochelys coriacea*, Schädel III. Basioccipitale, Basisphenoid, Rostrum parasphenoidale und die Pterygoide von oben gesehen. 1:2.

Fig. 14. *Dermochelys coriacea*, Schädel III. Basioccipitale, Parasphenoid und die Pterygoide von unten gesehen. 1:2.

Fig. 15. *Dermochelys coriacea*, Schädel II. Unterkiefer von außen. 1:3.

Fig. 16. *Dermochelys coriacea*, Schädel I. Der Unterkiefer ist so

gelegt, daß seine rechte Hälfte in ihrer ganzen Länge und ohne störende Verkürzung von innen sichtbar ist. 1:3.

Bei allen Originalphotographien zu Tafel I und Tafel II wurden die Knochennähte, soweit es nötig war, mit Kohle stärker hervorgehoben, unter steter Kontrolle an den Originalen.

### Tafel 3.

Fig. 17. *Dermochelys coriacea*, Kopf von Objekt VII, rechts von der Mediane halbiert, vorn der Mediane näher wie hinten. Linke Hälfte. 1:1.

Fig. 18. Wie Fig. 17, vorderer Teil der rechten Hälfte. 1:1.

Fig. 19. *Chelonia midas*, Kopf, sehr nahe der Mediane (etwas mehr rechts) halbiert. Linke Hälfte.<sup>1)</sup> 1:1.

Fig. 20. Wie Fig. 19, vorderer Teil der rechten Hälfte.<sup>1)</sup> 1:1.

Fig. 21. *Chelydra serpentina*, Kopf, etwas rechts von der Mediane halbiert. Linke Hälfte. 1,5:1.

Fig. 22. Wie Fig. 21, vorderer Teil der rechten Hälfte. 1,5:1.

Die Umrisse der Figuren auf Tafel 3 wurden mit Hilfe eines Zeichenapparates festgelegt. Knorpel ist blau, Knochen gelb angegeben. Die Schnittflächen sind punktiert.

In Fig. 20 sind geringe Reste von Knorpelteilen vorn in der Umrahmung des Einführungsganges weggelassen. In Fig. 22 ist der Einführungsgang auseinandergelegt gezeichnet, so daß hier alle Knorpelteile sichtbar sind; sie entsprechen denen beim reifen Embryo von *Chelydra*, Taf. 12 Fig. 73—77.

Der Kopf von *Dermochelys* VII hat beim Durchsägen im Knorpelskelet der Nase etwas gelitten, so daß beide Hälften hier nicht mehr genau aufeinanderpassen.

### Tafel 4.

Fig. 23.<sup>2)</sup> *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf in der Höhe des Hypoglossusaustritts. 5,6:1.

Fig. 24. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den

1) Bei dem in Fig. 19 und 20 dargestellten Objekte wurde der Schnitt links von der Mediane geführt; um einen leichteren Vergleich mit den entsprechenden Figuren von *Dermochelys* und *Chelydra* zu ermöglichen, habe ich die Objekte spiegelbildlich wiedergegeben, so daß die rechte Hälfte des Objekts in Fig. 19 als linke erscheint, die linke Hälfte des Objekts in Fig. 20 als rechte.

2) Diese und alle folgenden Figuren von Schnitten durch die Köpfe der reifen Embryonen auf den Tafeln 4—10 sind schematisch vereinfacht. Auf allen diesen Figuren sind angegeben: Knochen dunkelblau, Knorpel hellblau, Nerven schwarz, Arterien mit doppelter Kontur und dunkelrot, Venen hellrot, Muskulatur regelmäßig gestrichen, Bindegewebe mehr oder weniger dicht gestrichelt und Drüsen punktiert. — Zeichenerklärungen sind in den einzelnen Tafelerklärungen nur dann besonders zugefügt, wenn



Kopf in der Höhe des hinteren Teiles der Fissura metotica; der Schnitt geht etwas schräg und daher liegt seine rechte Hälfte weiter vorn im Kopfe als die linke. 5,6:1.

Fig. 25. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 0,55 mm vor dem in Fig. 24 dargestellten Schnitt gelegen. 5,6:1.

Fig. 26. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 0,05 mm vor dem in Fig. 25 dargestellten Schnitt. 5,6:1.

#### Tafel 5.

Fig. 27. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 2,65 mm vor dem in Fig. 23 dargestellten Schnitt. 5,6:1. *can. hpl'* eine nur bei A auf der linken Seite vorhandene Kommunikation des Canalis hypoperilymphaticus mit dem medialen Teile des Cavum tympani, vor der gewöhnlichen auch hier vorhandenen Ausmündungsstelle gelegen.

Fig. 28. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 0,3 mm vor dem in Fig. 26 dargestellten Schnitt. 5,6:1. *t* isoliertes Knorpelstück an der medialen Ohrkapselwand.

Fig. 29. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 0,5 mm vor dem in Fig. 27 dargestellten Schnitt. 5,6:1. *b* Gefäßloch in der lateralen Ohrkapselwand.

Fig. 30. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 1,2 mm vor dem in Fig. 28 dargestellten Schnitt. 5,6:1.

#### Tafel 6.

Fig. 31. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 0,39 mm vor dem in Fig. 30 abgebildeten Schnitt. 5,6:1.

Fig. 32. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 2,2 mm vor dem in Fig. 31 dargestellten Schnitt. 5,6:1. *bn* Bindegewebe, das bei *Dermochelys* an Stelle von Parietalpfeilern ein Cavum epiptericum nach außen abschließt.

Fig. 33. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 0,25 mm vor dem in Fig. 32 dargestellten Schnitt. 5,6:1.

Fig. 34. *Dermochelys coriacea*, Embryo B. Querschnitt durch den Kopf, 3,9 mm vor dem in Fig. 31 dargestellten Schnitt. 5,6:1. *pf* Parietalloch (?).

#### Tafel 7.

Fig. 35. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 7,73 mm vor dem in Fig. 29 dargestellten Schnitt. 5,6:1. *ho* Hornscheide der Kiefer.

Fig. 36. Gaumenansicht von *Dermochelys coriacea* (VII). 1:1,75.

die betreffenden Zeichen selten gebraucht sind und keine Beziehung zu den Buchstaben im Namen des zu bezeichnenden Teiles haben; im übrigen siehe die Zeichenerklärung S. 225—232.

*gl* Grube für die Symphyse der Dentalia; *hp* Hornpapillen<sup>1)</sup>, *i. na* innere Nasenöffnung.

## Tafel 8.

Fig. 37. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf in der Höhe des hinteren Teiles der Ohrkapsel. Der Schnitt entspricht in der Lage etwa dem in Fig. 27 abgebildeten Schnitt von *Dermochelys*. 5,6 : 1.

Fig. 38. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 1,4 mm vor dem in Fig. 37 dargestellten Schnitt. 5,6 : 1.

Fig. 39. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,7 mm vor dem in Fig. 38 dargestellten Schnitt. 5,6 : 1.

Fig. 40. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 1,19 mm vor dem in Fig. 39 dargestellten Schnitt. 5,6 : 1.

Fig. 41. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 3,5 mm vor dem in Fig. 35 abgebildeten Schnitt. 5,6 : 1. *rr* Knorpelfortsatz an der Eintrittsstelle des Ramus lateralis vom Nasenaste des Trigemini.

Fig. 42. *Dermochelys coriacea*, Embryo B, Querschnitt durch den Kopf, 8,21 mm vor dem in Fig. 34 abgebildeten Schnitt. 5,6 : 1. *p. pse* Vorsprung der Pars paraseptalis [s. S. 152]; *sp. se* Spalt zwischen Septum und Pars paraseptalis hinter dem Foramen praepalatinum.

## Tafel 9.

Fig. 43. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 0,77 mm vor dem in Fig. 41 dargestellten Schnitt. 7 : 1.

Fig. 44. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 0,98 mm vor dem in Fig. 43 dargestellten Schnitt. 7 : 1. *cpe* Stelle mit Cylinderpflasterepithel; *mm* Loch in der Muschelleiste.

Fig. 45. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 0,91 mm vor dem in Fig. 44 dargestellten Schnitt. 7 : 1. *nn* Loch in der Muschelleiste (vor *mm*, s. Fig. 44), hier nicht ganz im Querschnitt liegend.

Fig. 46. *Dermochelys coriacea*, Embryo A. Querschnitt durch den Kopf, 0,77 mm vor dem in Fig. 45 dargestellten Schnitt. 7 : 1. *rec. i'* medialer Teil des Recessus inferior.

Fig. 47. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 8,26 mm vor dem in Fig. 40 abgebildeten Schnitt. 7 : 1. *b. dr* BOWMAN'sche Drüsen; *hk* Knorpeldach des Ductus nasopharyngeus; *mi'* Einbuchtung der Paries außen an der Muschelleiste; *sp. sc'* Naht zwischen dem unteren Teile des Septum nasi und der Pars paraseptalis. Die Hornscheiden der Kiefer sind hier und auf den folgenden Figuren (48—50) von *Chelonia* nicht angegeben, da sie beim Schneiden beschädigt wurden.

1) Näheres über diese Hornpapillen findet man bei C. K. HOFFMANN (1890, p. 242, 243). Sie kleiden bei *Dermochelys* und *Chelonia* die Speiseröhre aus, erstrecken sich aber, wie ich sehe, nur bei *Dermochelys* auch bis auf den Gaumen nach vorn.

Fig. 48. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,7 mm vor dem in Fig. 47 abgebildeten Schnitt. 7:1. *dd* Stelle der kontinuierlichen Verschmelzung von Pars paraseptalis und Septum nasi hinter dem Foramen praepalatinum; *ni* Nische zwischen Pars paraseptalis und Septum nasi; *rr* Foramen in der Paries nasi, durch das ein Ast des Nervus palatinus und eine kleine Arterie treten; *w, z* Foramina in der Pars paraseptalis (s. S. 152).

Fig. 49. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,91 mm vor dem in Fig. 48 abgebildeten Schnitt. 7:1. *v. s* vertikale Scheidewand zwischen Pars olfactoria und Recessus superior; sie ist im Schnitte mehr auf der Rückseite nach der Pars olfactoria hin getroffen und zeigt daher noch angeschnittene BOWMAN'sche Drüsen; *r. s. k* Knorpelstreifen in der vertikalen Scheidewand (nur im medialen Teile auf dem Schnitt).

Fig. 50. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,56 mm vor dem in Fig. 49 dargestellten Schnitt. 7:1. *sp. so* Spalt zwischen Septum und Solum nasi vor dem Foramen praepalatinum.

Fig. 51. *Chelonia midas*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,7 mm vor dem in Fig. 50 dargestellten Schnitt. 7:1. *prnk* Pränasalknorpel; *ss* schräger Spalt in dem vorderen Teile der Paries (s. Taf. 12 Fig. 68, 69).

Fig. 52. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 2,24 mm vor dem in Fig. 61 abgebildeten Schnitt. 7:1. *oo* Lücke in der Paries nasi (s. Taf. 12 Fig. 75, 76).

Fig. 53. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,63 mm vor dem in Fig. 52 dargestellten Schnitt. 7:1. *bb* Öffnung in *kl'*, dem umgebogenen, fast vertikal stehenden Teil einer Knorpelleiste am Septum (Taf. 12 Fig. 77, *kl*); *u* Nervenloch in *kl'*.

#### Tafel 10.

Fig. 54. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf in der Höhe der Fissura metotica. 7:1. *ap. l. r. s. t* Apertura lateralis recessus scalae tympani.

Fig. 55. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,7 mm vor dem in Fig. 54 dargestellten Schnitt. 7:1.

Fig. 56. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,56 mm vor dem in Fig. 55 dargestellten Schnitt. 7:1.

Fig. 57. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,21 mm vor dem in Fig. 56 dargestellten Schnitt. 7:1. *bpl* Leiste an der Unterseite der Basalplatte (Basipterygoidfortsatz?).

Fig. 58. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,56 mm vor dem in Fig. 57 dargestellten Schnitt. 7:1.

Fig. 59. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 1,05 mm vor dem in Fig. 58 dargestellten Schnitt. 7:1.

Fig. 60. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf, 0,77 mm vor dem in Fig. 59 dargestellten Schnitt. 7:1.

Fig. 61. *Chelydra serpentina*, Embryo. Querschnitt durch den Kopf,



2,03 mm vor dem in Fig. 60 dargestellten Schnitt. 7:1. *i* Lücke im Septum interorbitale.

#### Tafel 11.

Schematische Rekonstruktionen von den Nasenkapseln der Embryonen von *Dermochelys coriacea*. Vergrößerung sämtlicher Figuren 12:1.

Fig. 62. *Dermochelys coriacea*, Embryo A, Nasenkapsel von der Seite.

Fig. 63. *Dermochelys coriacea*, Embryo A, rekonstruierter Sagittalschnitt durch eine der beiden Nasenkapseln, laterale Hälfte der Nasenkapsel von innen.

Fig. 64. Wie in Fig. 63, mediale Hälfte der Nasenkapsel mit dem Septum nasi von innen.

Fig. 65. *Dermochelys coriacea*, Embryo A, Nasenkapseln von unten.

Fig. 66. *Dermochelys coriacea*, Embryo B, Nasenkapsel von der Seite.

Fig. 67. *Dermochelys coriacea*, Embryo A, Nasenkapseln von oben.

Bei Fig. 62, 64, 66 müßten Teile der Seite, die der gezeichneten gegenüberliegt, in den Zeichnungen noch sichtbar sein. Sie sind jedoch nicht mit abgebildet, um die Klarheit der Figuren nicht zu beeinträchtigen.

Die Schnittflächen in Fig. 24 und 25 sind punktiert angegeben.

#### Tafel 12.

Schematische Rekonstruktionen von den Nasenkapseln der Embryonen von *Chelonia midas* und *Chelydra serpentina*. Vergrößerung sämtlicher Figuren 12:1.

Fig. 68. Embryo von *Chelonia midas*, Nasenkapsel von der Seite.

Fig. 69. Embryo von *Chelonia midas*, rekonstruierter Sagittalschnitt durch eine der beiden Nasenkapseln, laterale Hälfte der Nasenkapsel von innen.

Fig. 70. Wie Fig. 69, mediale Hälfte der Nasenkapsel mit dem Septum nasi von innen.

Fig. 71. Embryo von *Chelonia midas*, Nasenkapseln von unten.

Fig. 72. Embryo von *Chelonia midas*, Nasenkapseln von oben.

Fig. 73. Embryo von *Chelydra serpentina*, Nasenkapseln von unten.

Fig. 74. Embryo von *Chelydra serpentina*, Nasenkapseln von oben.

Fig. 75. Embryo von *Chelydra serpentina*, Nasenkapsel von der Seite.

Fig. 76. Embryo von *Chelydra serpentina*, rekonstruierter Sagittalschnitt durch eine der beiden Nasenkapseln, laterale Hälfte der Nasenkapsel von innen.

Fig. 77. Wie Fig. 76, mediale Hälfte der Nasenkapseln mit dem Septum nasi von innen.

Bei Fig. 68, 70, 75, 77 müßten Teile der Seite, die der gezeichneten gegenüberliegt, in den Zeichnungen noch sichtbar sein. Sie sind jedoch nicht mit abgebildet, um die Klarheit der Figuren nicht zu beeinträchtigen.

Die Schnittflächen in Fig. 69, 70, 76, 77 sind punktiert angegeben.

*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Zur Kenntnis des Neurocraniums der Pristiden und Pristiophoriden.

Von

**Ludwig Hoffmann.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 13–24 und 8 Abbildungen im Text.

## Einleitendes.

Die Anregung zu vorliegender Arbeit ging von meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. SPENGLER aus. Sie sollte ursprünglich den Zweck haben, jene auffallende Konvergenz zwischen Pristiden- und Pristiophoridenrostrum, auf die schon verschiedentlich in der Literatur hingewiesen war (JAEKEL, 1890, p. 103 u. 116), näher zu analysieren. Auf der einen Seite sollte hier ein Hai stehen, nach JAEKEL ein typischer Spinacide, auf der anderen Seite ein typischer Roche. Beide sind ausgezeichnet durch ein langes, stark modifiziertes Rostrum, dessen Seitenränder mit scharfen Zähnen besetzt sind. Mit der Bearbeitung des Themas drängte sich jedoch bald eine weit wichtigere Frage in den Vordergrund, nämlich die nach der systematischen Stellung beider Familien, die in der Literatur keineswegs sicher festgelegt und in den wichtigeren Arbeiten und Lehrbüchern größeren Schwankungen unterworfen war. So erweiterte sich denn die Arbeit sehr wesentlich dadurch, daß zunächst die systematischen und verwandtschaftlichen Beziehungen beider Familien ausführlicher behandelt werden mußten. Diese Betrachtungen führten denn zu einem anderen Resultate, als man anfänglich erwartet hatte, insofern als die systematische Stellung der Pristiden wie der Pristiopho-

riden eine Änderung erfuhr. Und gleichzeitig ward denn auch hierdurch jene Konvergenz in eine andere Beleuchtung gerückt.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. SPENGLER meinen wärmsten Dank abstatten für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, besonders auch für die zahlreichen Bemühungen, die es ihn kostete, mich in den Besitz des überaus wertvollen und seltenen Materials zu setzen. In besonderem Maße bin ich auch Herrn Prof. VERSLUYS zu Dank verpflichtet, der die Arbeit mit mir durchsah und mich mit seinem wertvollen Rate unterstützte, in gleichem Maße Herrn Dr. BECHER, der mir beim Anfertigen der Figuren in liebenswürdiger Weise half.

Das mir zur Verfügung stehende *Pristis*-Material war im wesentlichen dasselbe, das auch von ENGEL (1909, p. 53) benutzt wurde; ich verweise daher auf dessen Angaben. Bemerken will ich nur, daß ich von dem unter C beschriebenen Objekte, ebenso von einem der unter E beschriebenen jüngeren Tiere Querschnittserien durch Orbital- und Ethmoidalregion anfertigte. Weiterhin kamen als neues Material zwei trocken konservierte Rostra von *Pristis cuspidatus* (Taf. 13, Fig. 2 u. 3) hinzu, von etwa je 58 cm Länge.

Das *Pristiophorus*-Material bestand 1. aus einem Embryo von 27 cm Länge (Taf. 13, Fig. 6), der uns aus dem Zoologischen Institute der Universität Leipzig in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt wurde. Er war gut konserviert, und die Schnitte gaben auch klare histologische Bilder. Die Länge des Rostrums von der Spitze bis zum vorderen Augenrande maß etwa 6 cm. Die Breite des Rostrums betrug in der Breite der Nasenöffnungen 2,2 cm, an der Spitze des Rostrums 0,4 cm. Nach GÜNTHER's Catalogue (1870, Vol. 8, p. 431) wurde er als *Pristiophorus nudipinnis* bestimmt, ohne daß jedoch die von GÜNTHER gegebene systematische Beschreibung in allen Stücken auf ihn gepaßt hätte.

In zweiter Linie stand mir dann die vordere Körperregion inkl. Schultergürtel eines in Formol konservierten und später in Spiritus übertragenen *Pristiophorus japonicus* zur Verfügung, die das Zoologische Institut in Gießen von Mr. ALAN OWSTON in Yokohama (Japan) bezogen hatte (Taf. 13 Fig. 9 u. 10). Die Länge des Kopfes vom Vorderrande der Brustflossen bis zur Spitze des Rostrums betrug 41 cm. Die Länge des Rostrums vom Vorderrande der Praefrontallücke bis zu dessen Spitze betrug 29,5 cm. Der Abstand zwischen Tentakel und Nasenöffnung war bedeutend kleiner als der zwischen Nasenöffnung und 3. Kiemenspalte. Die Zähne der Säge



waren ungleich an Länge, und zwar je 2—3 kleinere zwischen zwei größeren. Der Hinterrand der Brustflosse trug an der dorsalen Oberfläche keine Hautzähne. Die Zahl der Zähne im Oberkiefer betrug etwa 54. Nach diesen systematischen Merkmalen wurde er als *Pristiophorus japonicus* bestimmt.

Drittens stand mir ein ausgestopftes Exemplar aus der Sammlung des Gießener Instituts zur Verfügung, das als *Pristiophorus nudipinnis* (?) bestimmt war. Die Länge des ganzen Tieres betrug 78 cm, die des Rostrums 20,5 cm.

Was das übrige Material betrifft, so seien noch erwähnt Schnittserien durch den Kopf einer jungen *Raja clavata* von 12 cm Länge, vom Zoologischen Institut aus der kgl. Biologischen Anstalt auf Helgoland bezogen, weiterhin die eines *Mustelus*-Embryos von 20 cm Länge und eines *Acanthias*-Embryos von 30 cm Länge.

Von Spirituspräparaten stand mir ein Kopfskelet von *Raja clavata* und ein solches von *Somniosus microcephalus* zur Verfügung, außerdem ein in Spiritus konserviertes, junges Exemplar von *Rhinobatus thouini* (3,4 cm lang), alles der Sammlung des Zoologischen Instituts angehörig. Noch in letzter Stunde wurden mir aus der Sammlung des Senckenberg'schen Museums in Frankfurt durch das Entgegenkommen von Herrn Prof. ZUR STRASSEN ein trocken-konserviertes Kopfskelet von *Pristis pectinatus* (?), zwei junge Exemplare von *Raja oxyrhynchus* von je 44 und 50 cm Länge und ein Exemplar der Gattung *Rhynchobatus*, das von uns als *Rhynchobatus djeddensis* nach GÜNTHER's „Catalogue“ bestimmt wurde, übermittelt. Die Länge dieses Tieres betrug 49 cm. Da es sich gerade bei diesen Tieren um überaus wertvolles Material handelte und sie andererseits nur vergleichsweise herangezogen wurden, so begnügte ich mich damit, von ihnen RÖNTGEN-Aufnahmen zu machen. Es ist mir eine angenehme Pflicht auch hier Herrn Prof. ZUR STRASSEN für das lebenswürdige Überlassen des wertvollen Materials meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Was die Technik anlangt, so kann ich mich auch hier kurz fassen, da ich im Einbetten und Färben kaum von den gebräuchlichsten Methoden abgewichen bin. Von den von ENGEL (1909, p. 53) unter G beschriebenen *Pristis perrotteti* wurden Schnittserien durch das Gebiet der Nasenkapseln und durch die Orbitalregion angefertigt. Die betreffenden Partien wurden in Paraffin eingebettet und 30 resp. 35  $\mu$  dick geschnitten. Gefärbt wurde, da das Material nicht besonders erhalten war und sich dementsprechend auch schlecht tin-

gierte, in Boraxkarmin. Teile des Rostrums selber wurden  $20\ \mu$  dick geschnitten und in BÖHMER'schem Hämatoxylin und Eosin resp. Orange gefärbt. Auch von einem der unter E beschriebenen jungen Tiere wurden Schnittserien durch die Nasenregion und Orbitalregion angefertigt, ebenso durch Teile des Rostrums. Die Stücke wurden in Photoxylin eingebettet und unter Alkohol geschnitten. Aufgeklebt wurden die Schnitte nach der OLT'schen Methode und dann in BÖHMER'schem Hämatoxylin gefärbt. Die Schnittdicke betrug  $50\text{--}70\ \mu$ .

Der Kopf des *Pristiophorus*-Embryos wurde in Paraffin geschnitten. Die  $20\text{--}30\ \mu$  dicken Schnitte wurden in BÖHMER'schem Hämatoxylin und Pikrofuchsin gefärbt. Allgemein war hierbei BÖHMER'sches Hämatoxylin dem DELAFIELD'schen als Kernfarbstoff vorzuziehen, da er weniger stark von dem sauren Pikrofuchsin angegriffen wurde. In ähnlicher Weise wurden auch Teile des Rostrums und der Tentakel in  $5\text{--}15\ \mu$  dicke Serien zerlegt und gefärbt. Von dem älteren *Pristiophorus japonicus* wurden Teile des Rostrums sowie Wirbel im Celloidin eingebettet und unter Alkohol geschnitten. Gefärbt wurde auch hier mit BÖHMER'schem Hämatoxylin, wobei besonders an den Schnitten durch den Rumpfwirbel recht anschauliche Bilder erzielt wurden. Von dem übrigen Teile des Tieres wurden Kopf- und Schultergürtel präpariert.

Die Photo- und Mikrophotogramme wurden zum größeren Teile in dem photographischen Atelier der Firma LEITZ in Wetzlar angefertigt. Auch an dieser Stelle möchte ich daher nicht versäumen der Firma LEITZ und dem Leiter des Ateliers, Herrn BEFORT, für die liebenswürdige Unterstützung meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Die RÖNTGEN-Aufnahmen verdanke ich der Güte des Herrn Dr. HENES an der Chirurgischen Klinik der hiesigen Universität.

## I. Teil.

### Die vordere Kopfreion der Pristiden.

#### Literaturübersicht.

Die Angaben über die Anatomie der vorderen Kopfreion der Pristiden sind in der Literatur recht unvollkommen. Sie konnten nicht einmal Klarheit bringen über die Zahl und Beschaffenheit der im Rostrum verlaufenden Kanäle oder gar über Nerven, Gefäße und

Sinnesorgane in denselben. Daß ein so auffallendes Tier schon früh bekannt war, ist selbstverständlich, und so finden wir es denn auch in der älteren Literatur relativ häufig erwähnt (vgl. die Literaturangaben von LATHAM (1793, p. 273) und GÜNTHER (1870–84, p. 436). Aber erst LATHAM (1793, p. 273) gab eine systematische Einteilung der Pristiden, ohne jedoch auf die innere Morphologie der Säge einzugehen: Wohl eine der ältesten Angaben ist die von QUECKETT (Histol. Cat., Vol. 2, p. 52), die mir jedoch nicht im Originale zur Verfügung stand und die ich deshalb nach KÖLLIKER (1851, p. 146) zitiere. Er erwähnt, daß „bei *Pristis antiquorum* der mittlere Kanal ganz von Knorpel erfüllt sei, während in je einem seitlichen (im ganzen sind hier nur drei Kanäle vorhanden) ein Ast des Facialis verläuft“. Auch OWEN (1840, p. 20) kommt in seiner Odontography auf den anatomischen Bau des Rostrums zu sprechen. Er befaßt sich hauptsächlich mit dem Bau der Rostralzähne und deren Alveolen und erwähnt dann auch die Verkalkung des Rostrums. Nach seinen Angaben läuft am Hinterrande der Alveolen ein breiter Gefäßkanal parallel der Längsachse der Säge; er enthält die „Facialisarterie“ und den „zweiten Teil des fünften Nervenpaares“. eine Angabe, die auch noch höchst unvollständig ist, wenn sie auch den tatsächlichen Verhältnissen näher kommt. Mit dem histologischen Bau des Rostrums und speziell der Kalkprismenbildung des Knorpels haben sich zwei Arbeiten befaßt, die von WILLIAMSSON (1851, p. 677) und eine Arbeit von KÖLLIKER (1860, p. 146). Während ersterer nur auf die Topographie und Histologie der Kalkprismen und deren Bildung eingeht, betrachtet KÖLLIKER auch den gesamten histologischen Bau des Rostrums. Für uns ist von Interesse, daß er bei *Pristis cuspidatus* das Vorhandensein von fünf Kanälen konstatiert hat, von denen der mittlere in seiner Auskleidung von den anderen abweicht und eine Fortsetzung der Schädelhöhle zu sein scheint. Beide Arbeiten besprechen die Knorpelverkalkung als „Ossifikation“ resp. „Verknöcherung“. Eine Anmerkung DUMÉRIL's (1865, p. 471) über die Knorpelbildung des Rostrums, in der er die drei von ihm gefundenen Kanäle unverständlicherweise in Beziehung setzt zu den drei Schnauzenknorpeln der Galeoidei, wird bereits von GEGENBAUR (1872, p. 93) gebührend zurückgewiesen. Auch GEGENBAUR (1872, p. 93 f.), der nur Material von *Pristis cuspidatus* zur Verfügung hatte, erwähnt hier das Vorhandensein von fünf Kanälen, von denen der mediane die Fortsetzung der Gehirnhöhle bildet. Von dem seitlich davon gelegenen Kanäle gibt er an, daß er die Fortsetzung des Präorbitalkanal



bildet, eine Ansicht, die nur bis zu einem gewissen Grade richtig ist. Über die Bedeutung des lateralen Kanalpaares ist er sich ebenfalls nicht klar, er weist nur darauf hin, daß er bedeutend kleiner ist und erst an der Wurzel des Rostrums mit einer an der Kante derselben gelegenen Spalte beginnt, welche nur vom Integumente bedeckt wird. Zu den häufigen Angaben in der Literatur über das Vorhandensein von nur drei Kanälen nimmt er keine Stellung und erwähnt nur, daß DUMÉRIL in seinem Texte von drei Kanälen spricht, während er (1865, Vol. 2, tab. 4 fig. 6) deren fünf abbildet. Auch GÜNTHER (1876, Vol. 8, p. 437) bespricht in einer kurzen Anmerkung den Bau des Rostrums und gibt an, daß das Innenskelet der Säge aus drei, manchmal fünf, selten vier hohlen subzylindrischen Röhren besteht. Nicht ganz richtig hinsichtlich der Verhältnisse der übrigen Rochen und zum mindesten unklar ist dann die folgende Bemerkung: „These tubes are the rostral processes of the cranial cartilage as they are observed in nearly all Rays, though shorter and much less developed.“ Denn bei sämtlichen Rochen fehlen die Rostralkanäle mit Ausnahme des unpaaren medianen Kanals. Gleichzeitig erwähnt er das von GRAY (1864) unter dem Namen „Myriosteon“ beschriebene Gebilde, das als „one of the lateral tubes of the saw of *Pristis*“ aufzufassen ist, eine Ansicht, der ich mich vollkommen anschließe. Dadurch, daß an trocknen Rostra der hyaline Knorpel sehr stark eintrocknet und schrumpft, die Kalkprismen aber in der Wandung der Kanäle vollkommen erhalten bleiben, kommen im Rostrum eben jene Röhren zustande, die relativ leicht in größeren Partien aus dem Rostrum entfernt werden können. In der neueren Literatur fand ich über die Morphologie des Rostrums keine weiteren Angaben, es sei denn die Abhandlung STROMER's (1905) zu erwähnen, der in einigen einleitenden Bemerkungen sich mehr mit den Rostralzähnen und deren Anordnung befaßt. Von Kanälen erwähnt er einen unpaaren medianen und „einen kleinen Längskanal für Gefäße und Nerven, der nicht immer eine eigene verkalkte Wand besitzt“, ein Befund, der im Gegensatz zu meiner auf Grund reichen Materials gewonnenen Ansicht steht.

### Das Knorpelcranium.

Bei der Betrachtung der vorderen Kopfregion der Pristiden bespreche ich aus naheliegenden Gründen den pränasalen Teil der Ethmoidalregion getrennt von dem hinteren Teile. Dieser weist

hier so enge Beziehungen zur vorderen Orbita auf, daß auch diese in den Bereich der Betrachtung gezogen werden muß.

Die vordere Grenze der Orbita bildet die präorbitale Scheidewand (Taf. 16 Fig. 24 u. 22 *Prs*), ein Orbitaldach ist sowohl bei *Pr. perrotteti* wie bei *cuspidatus* vorhanden (Taf. 19 Fig. 50; Taf. 20 Fig. 56 *To*), jedoch bei beiden nicht derartig stark ausgeprägt oder gar gewulstet wie bei *Raja*. Jedenfalls dürfte dieser Befund mit dem von GEGENBAUR (1872, p. 58) nicht übereinstimmen, nach dessen Angaben das Orbitaldach bei den Pristiden fehlt. Vorn läuft das Orbitaldach noch ein Stück als präorbitale Leiste auf die Nasenkapsel aus und bildet hier zugleich ein Dach über der Eintrittsöffnung des Präorbitalkanals. Das dorsale Dach der orbitalen Cranialhöhle ist besonders bei dem Embryo von *Pr. perrotteti* (Taf. 19 Fig. 48 *Ri*) beiderseits durch eine flache Längsrinne ausgezeichnet, die sich am Übergang in die Ethmoidalregion noch weiter vertieft (Fig. 49), im Gebiete der Nasenkapseln wieder flacher wird und sich dann nach vorn auf das Rostrum fortsetzt. In ihr verläuft der dorsale Supraorbitalkanal; auch bei *Pristis cuspidatus* fand ich diese Rinne, allerdings noch etwas flacher. Sowohl bei *perrotteti* wie bei *cuspidatus* ist das Orbitaldach in regelmäßigen Abständen von den Foramina supraorbitalia durchsetzt (Taf. 20 Fig. 56; Taf. 19 Fig. 50 *q*), durch die Ästchen des Ramus ophthalmicus superficialis zu dem supraorbitalen Sinneskanal treten, während GEGENBAUR (1872, p. 19) ausdrücklich angibt, daß sie bei den Pristiden fehlen.

Eine weitere Eigentümlichkeit des Orbitaldaches ist bei allen Selachiern die Präfrontallücke. Sie beginnt bei *Pr. perrotteti* etwa in einem Niveau mit dem hinteren Drittel der Nasenkapsel und erreicht bereits ihr vorderes Ende am Vorderrande derselben, während sie bei *Pr. pectinatus* (Taf. 16 Fig. 22D) weiter nach vorn verschoben ist. Bei *Pr. cuspidatus* (Taf. 16 Fig. 24D) ist sie bedeutend größer. Ihr Hinterrand liegt hier in dem Niveau der präorbitalen Scheidewand, während ihr Vorderrand das vordere Ende der Nasenkapsel noch um  $\frac{1}{4}$  ihrer Gesamtlänge überragt. Bei *Pr. perrotteti* nimmt die Präfrontallücke nie die gesamte Breite der dorsalen Cranialhöhle ein (Taf. 19 Fig. 45D). Die Cranialhöhle wird vielmehr stets an den Seiten der Präfrontallücke von einem wulstförmigen Knorpelrande der Schädeldecke überdacht. Bei *Pr. cuspidatus* finde ich auf Schnittserien jene seitliche Überdachung nur am hinteren Teile der Präfrontallücke bis etwa zu dem Punkte, wo

Präorbital- und Orbito-Nasalkanal sich vereinigen (Taf. 20 Fig. 54D). Von hier ab tritt nach vorn die wulstförmige Umbildung des Seitenrandes zurück, das seitliche Dach fehlt vollständig über der Cranialhöhle. Die Präfrontalhöhle besitzt hier die gleiche oder eine größere Breite als die Gehirnhöhle. Der Vorderrand der Präfrontallücke schließt hier nicht allmählich ab, dadurch daß die Seitenränder sich langsam einander nähern, wie bei *Pr. perrotteti*, sondern plötzlich (Taf. 16 Fig. 24D): wir haben daher bei *perrotteti* einen spitzen, bei *cuspidatus* einen stumpferen Vorderrand an der Präfrontallücke. Für *Raja clavata* fand ich hier ähnliche Verhältnisse, wie GEGENBAUR für *Rhynchobatus* angibt: die Präfrontallücke besteht aus zwei Abschnitten, wie ich auf Schnittserien und einem präparierten Cranium feststellen konnte, im Gegensatz zu einer Angabe und Abbildung GEGENBAUR's von *Raja vomer*. Das von GEGENBAUR (1872, tab. 13 fig. 1 und tab. 17 fig. 1) abgebildete Kopfskelet von *Raja* weicht überhaupt so erheblich von dem von *Raja clavata* ab, daß der Gedanke aufkommt, es könne sich hier vielleicht um eine nicht zu *Raja* gehörige Art handeln. Anscheinend stammt die Abbildung von *Raja vomer*, die zusammen mit *Raja oxyrhynchus* stärker von den übrigen *Raja*-Species differiert. Bei *Pristis* fehlt nun jener zweite Teil der Präfrontallücke, doch zeigt die Cranialdecke im Gebiet der Orbitalregion, ähnlich wie auch bei *Pristiophorus*, eine sehr geringe Dicke (Taf. 20 Fig. 56). Daraus dürfte hervorgehen, daß die Präfrontallücke von *Pristis* allein der vorderen Präfrontallücke von *Rhynchobatus* und *Raja clavata* entspricht, während die hintere Lücke von *Rhynchobatus* und *Raja* in Beziehung zu setzen wäre zu der geringen Dicke der Cranialdecke der Orbita bei *Pristis*. Die Präfrontallücke von *Raja clavata* ist noch weiterhin darin von *Pristis* verschieden, daß sie sich weit nach vorn auf das Rostrum erstreckt. Sie beginnt hier kurz vor dem Vorderrande des Auges, dehnt sich im Bereich der Nasenkapsel über die ganze Breite der Cranialhöhle aus und behält dann auch auf dem Rostrum die Breite der Präcranialhöhle bei (Taf. 17 Fig. 33D). Auf dem Rostrum verschwindet sie dann dadurch, daß die basale Knorpelmasse des Rostrums nach vorn immer dicker wird und schließlich an der Spitze die Präcranialhöhle vollkommen ausfüllt (Taf. 17 Fig. 35).

Der Präorbitalkanal dringt lateral von der Orbitalwand und ventral von der präorbitalen Leiste in die Präorbitalwand ein, in dem für die Rochen charakteristischen, fast horizontalen Laufe (Taf. 16 Fig. 24; Taf. 15 Fig. 21 *cp*). In ihm führen der



Ramus ophthalmicus superficialis und R. ophthalmicus profundus, außerdem die Vena facialis anterior nach vorn (Taf. 19 Fig. 48 *cp*), von denen letztere hinten in den Orbitalsinus einmündet. Die dorsale Wand des Kanals wird nach vorn allmählich dünner. Er selbst kommt nach dem Durchbruch durch die Präorbitalwand dorso-medial von den Nasenkapseln zu liegen (Taf. 19 Fig. 49 *Cpr*), bleibt vollständig getrennt von dem Lumen derselben und ebenso von der Cranialhöhle durch eine stellenweise recht dünne knorpelige Scheidewand. Auch an der Stelle, wo der Lobus olfactorius in die Nasenkapsel tritt, fand ich jene knorpelige Scheidewand, so daß es an keiner Stelle zu einer Kommunikation mit der Nasenhöhle oder Gehirnhöhle kommt. Dagegen besitzt hier die dorsale Decke des Kanals eine relativ große Lücke (Taf. 19 Fig. 47 *Lpr*; Taf. 16 Fig. 22 u. 24 *Lpr*). Durch diese treten jedoch Nerv und Vene nicht auf die dorsale Oberfläche des Knorpelcraniums. Der Kanal setzt sich auch weiterhin nach vorn fort und rückt mehr und mehr ventralwärts in die knorpelige Seitenwand der Cranialhöhle, die diese von dem Lumen der Nasenkapsel trennt. Noch weiter nach vorn nähert sich der Präorbitalkanal immer mehr ventralwärts dem Orbito-Nasalkanal (*Civ*), um sich schließlich mit diesem zu einem einzigen Kanal zu vereinigen (Taf. 19 Fig. 46). Gleichzeitig haben auch die Nasenkapseln ihre knorpelige Verbindung mit der lateralen Schädelwand aufgegeben. Die dorsale Lücke des Präorbitalkanals setzt sich gleichzeitig ventralwärts zwischen Nasenkapsel und Cranium noch etwas fort, um hier zahlreiche Nervenästchen austreten zu lassen (Taf. 19 Fig. 45 *Lpr*<sup>\*</sup>; Taf. 16 Fig. 22). Bei *Pristis cuspidatus* besitzt der Präorbitalkanal im wesentlichen denselben Verlauf. Nur geht die dorsale Lücke im Dache des Präorbitalkanals vorn nicht in den nach vorn gerichteten Ausschnitt (*Lpr*<sup>\*</sup>) über, um hier Nervenäste austreten zu lassen. Vielmehr sind die Austrittsstellen jener Nervenästchen, deren ich 2—4 zählen konnte, durch eine starke Knorpelbrücke von der Lücke getrennt (Taf. 16 Fig. 25; Taf. 20 Fig. 54 *Lpr*<sup>\*</sup>).

Auch bei den übrigen rostrumtragenden Rochen findet sich allgemein ein mehr horizontaler Verlauf des Präorbitalkanals. Von ihm sagt GEGENBAUR (1872, p. 72): „Bei bedeutender Entwicklung des Rostrums und damit verbundener Entfaltung eines interanasalen Theiles des Craniums nimmt der Praeorbitalcanal seinen Weg medial von den Nasenkapseln. Diess ist bei *Rhynchobatus* und *Raja* der Fall.“ Für *Raja clavata* speziell fand ich die orbitale Öffnung des Präorbitalkanals in der präorbitalen Scheidewand, da wo diese mit

der lateralen Schädelwand zusammentrifft, und ventral von der Präorbitalleiste (Taf. 17 Fig. 29 *cp*). Der Nervenkomplex gelangt dann zunächst in die Nasenhöhle und liegt hier (Taf. 17 Fig. 51 *cp*<sup>r</sup>) dorsal vom Eintritt des Lobus olfactorius in die Nasenkapsel in einer Rinne an der Innenseite der Nasenkapseldecke. Bald darauf tritt er dann durch das Dach der Nasenkapsel (Taf. 17 Fig. 31 *cp*<sup>r</sup>) an der Grenze von dieser und der Cranialhöhle. Hier verläuft der Nerv zunächst in einer Rinne zwischen Schädelwand und Nasenkapsel. Von der Stelle ab, wo die Nasenkapseln sich vom knorpligen Rostrum abtrennen, verlaufen die Nerven nunmehr seitlich vom dorsalen Rande des knorpligen Rostrums (Taf. 17 Fig. 32 *Tr*<sup>r</sup>). Schon daraus geht hervor, daß der relativ kurze und in seinem Verlauf einfache Präorbitalkanal von *Rhynchobatus* und *Raja* bei *Pristis* sich weitgehend differenziert hat. Ich brauche nicht den bedeutenden Durchmesser besonders hervorzuheben, der ja dadurch bedingt ist, daß der Kanal zusammen mit dem Orbito-Nasalkanal das gewaltige Rostrum mit Gefäßen und Nerven zu versehen hat. Vor allem ist bei *Pristis* eine Kommunikation mit dem Lumen der Nasenkapsel in Wegfall gekommen, dadurch daß sich hier sekundär eine knorplige Scheidewand zwischen beiden gebildet hat. Während nun weiter nach vorn bei *Raja* der Nerv nach seinem Durchtritt auf der dorsalen Oberfläche in einer tiefen Rinne verläuft, ist bei *Pristis* diese Rinne zu einem vollständigen Kanal umgebildet, und nur das Fehlen des dorsalen Daches, eben die oben erwähnte Lücke (Taf. 16 Fig. 24 u. 22 *Lpr*), läßt erkennen, daß dieser vollständig in die Knorpelmasse zwischen Rostralknorpel und Nasenkapsel eingebettete Kanal in dieser Partie bei *Raja* einer relativ flachen Rinne entspricht.

Ein Orbito-Nasalkanal — ich will hier für ihn die Benennung GEGENBAUR's beibehalten, obwohl er nicht dem der Haie entspricht, sondern bei *Pristis* eine sekundäre Bildung ist, wie ich im folgenden zeigen werde — ist bei den Pristiden vorhanden. Bei *Pristis perrotteti* und *pectinatus* beginnt er in der vorderen Orbita an der ventralen Seite der präorbitalen Scheidewand, die er von hier aus durchsetzt (Taf. 16 Fig. 23 *w*; Taf. 15 Fig. 21). Ähnlich wie der Präorbitalkanal behält er seine zu den Nasenkapseln mediane Lage bei und verläuft an dem Seitenrande der Basis cranii nach vorn. In ihm führt der Ramus buccalis und die Arteria rostralis, der vordere Ast der Arteria orbitalis, auf das Rostrum (Taf. 19 Fig. 48, 49 *Cw*). Von dem Kanal aus führen kleine quere Kanälchen zur ventralen Oberfläche und sind hier als kleine Foramina, For. infraorbitalia, kenntlich

(Taf. 19 Fig. 49  $\chi$ ). Durch sie treten kleine Ästchen des R. buccalis auf die ventrale Seite der Schädelkapsel, um hier die Sinnesorgane des Infraorbitalkanals zu innervieren. In seinem weiteren Verlauf steht der Kanal mit der ventralen Oberfläche durch eine relativ breite Lücke in Verbindung (Taf. 19 Fig. 47 *Lon*; Taf. 14 Fig. 12 *Lon*). Ähnlich wie also dem Präorbitalkanal das Dach, so fehlt hier dem Orbito-Nasalkanal der Boden. Durch diese Lücke treten in kurzer Folge Nervenästchen aus, um die Sinnesorgane des Infraorbitalkanals zu innervieren, ebenso die LORENZINI'schen Ampullen, die sich hier in der Lücke in den Kanal hineindrängen. Weiter nach vorn beginnt eine zweite derartige Lücke, die etwas weiter lateralwärts gelegen ist und zunächst der medialen ein Stück parallel läuft (Taf. 14 Fig. 12 *Lon'*; Taf. 19 Fig. 45 *Lon'*). Weiter vorn rückt diese Lücke weiter lateralwärts, gleichzeitig haben sich Präorbital- und Orbito-Nasalkanal miteinander vereinigt, die Lücke beginnt sich zu schließen, und die Nasenkapselknorpel trennen sich von dem Rostralknorpel, eben von der lateralen Wand des Kanals, der aus der Verschmelzung von Präorbital- und Orbito-Nasalkanal hervorgegangen ist (Taf. 19 Fig. 46). Im Bereich der Nasenkapsel läuft die laterale Wandung des Kanals in ein flaches Blatt aus (Taf. 19 Fig. 47 *la*), das hier teilweise einen Boden für die Nasenhöhle bildet. Durch die verschiedenen Lücken erscheint nun der Zusammenhang der lateralen Wandung des Kanals im Bereich der Nasenkapsel mit dem übrigen Cranium etwas gelockert.

*Pristis cuspidatus* bietet hinsichtlich des Orbito-Nasalkanals ein wesentlich anderes Verhalten dar. Eine orbitale Eintrittsöffnung des Pränasalkanals fehlt hier vollständig, der Nerv tritt auf die ventrale Seite der präorbitalen Scheidewand (Taf. 20 Fig. 56 *Bc*) aus der Orbita zusammen mit der Arteria orbitalis und rückt nun von hier in die Nasenkapsel, also ohne die präorbitale Scheidewand zu durchbrechen. Hier verläuft er dann in einer ventrolateralen Rinne der Schädelwand in der Nasenkapsel (Taf. 20 Fig. 55 *Bc*). Weiter nach vorn tritt bald eine seitliche Knorpellamelle auf (*la*), die hinten durch eine noch zu besprechende Vene von der cranialen Knorpelwand getrennt ist. Im vorderen Teil der Nasenkapsel tritt dann jene Knorpellamelle in Beziehung zum Seitenrand des Schädels und bildet hier (Taf. 16 Fig. 25 *la*) die Seitenwand eines Kanals, eben des Orbito-Nasalkanals von *perrotteti*, der diesen von dem Lumen der Nasenkapsel trennt. Ein ventraler Boden fehlt jener kanalartigen Rinne vollständig. Am Vorderrande der Nasen-



kapsel rückt der Kanal, da wo sich diese vom Rostralknorpel loszulösen beginnt, tiefer in die Knorpelwand der Präcranialhöhle. Es kommt zur Ausbildung eines ventralen Bodens, der Kanal ist vollständig abgeschlossen (Taf. 20 Fig. 54 *ew*) und vereinigt sich nun mit dem Präorbitalkanale (*Cpr*) zu einem einzigen Kanale auf dem Rostrum, den ich den Nervenkanal des Rostrums nenne (Taf. 20 Fig. 54 *Cn*).

Interessant sind die Lageverhältnisse des R. buccalis und der Arteria rostralis bei den übrigen Rhinoraji. An der Hand meiner Schnittserien von *Raja clavata* konnte ich erkennen, daß hier ein Orbito-Nasalkanal im Sinne GEGENBAUR'S (1872) vollständig fehlt. Der Nerv rückt hier auf die ventrale Seite der prä-orbitalen Scheidewand (Taf. 17 Fig. 29 *Bc*) und kommt während seines Verlaufs ventral von der Basalplatte zu liegen, nahe ihrem lateralen Rande. Hier verläuft er nach vorn und rückt dann in die Rinne zwischen Nasenkapsel und Schädelbasis nahe dem Vorderende der ersteren. Noch weiter vorn haben sich die Nasenkapseln vollständig vom Rostrum getrennt, Nerv und Arterie verlaufen nach vorn der lateralen Wand des knorpeligen Rostrums parallel (Taf. 17 Fig. 33 *Bc*).

Daraus geht also hervor, daß bei *Raja*, wie wohl überhaupt bei den rostrumtragenden Rochen, ein Orbito-Nasalkanal im Sinne GEGENBAUR'S, durch den der Ramus buccalis durch die präorbitale Scheidewand tritt, vollständig fehlt. Der bei *Pristis perrotteti* vorhandene Orbito-Nasalkanal entspricht nicht dem Orbito-Nasalkanal der Haie, sondern ist eine sekundäre Neubildung. Es hat sich seitlich von dem Nervenstamme eine Knorpellamelle sekundär ausgebildet, die Nerv und Arterie vom Lumen der Nasenkapsel trennt und auf diese Art einen vollständigen Kanal abschließt. Unter diesem Gesichtspunkte wird auch das Wesen jener Lücken (*Lpm*) in der Wandung des Orbito-Nasalkanals bei *Pristis* verständlich. Ihr Vorhandensein ist eben darauf zurückzuführen, daß sich der Pränasalkanal noch nicht vollständig geschlossen hat. *Pristis cuspidatus* bietet insofern den Übergang zwischen *Raja* und *Pr. perrotteti* dar, als es hier im Gebiete der präorbitalen Scheidewand noch nicht zur Ausbildung eines Kanals gekommen ist. In diesem Falle zeigt also *Pr. cuspidatus* wesentlich primitivere Verhältnisse als *Pr. perrotteti*.

Dieses Resultat steht im Gegensatz zu den Angaben GEGENBAUR'S (1872, p. 73), wo er vom Orbital-Nasalkanal sagt: „An der vorderen Orbitalwand, meist bedeutend unterhalb der Oeffnung des

Praeorbitalcanals, findet sich die verschieden grosse Mündung eines anderen Canals, durch welchen gleichfalls ein Zweig des R. ophthalmicus vom Trigeminus aus die Orbita verlässt, um theils zur Nasenhöhle zu gelangen, theils unterhalb oder seitlich von der Nasenkapsel auszutreten. Dieser Canal sei als Orbito-Nasalkanal unterschieden.“ — „Ebenso besteht sie bei den Rochen, von denen ich sie bei *Raja* (tab. 3 fig. 2 *w*) und *Torpedo* (fig. 3 *w*) abbilde.“ Wie seiner Abbildung als sicher zu entnehmen ist, hat GEGENBAUR einen an dieser Stelle gelegenen Venenkanal, der das Blut aus der Nasenkapsel und dem Rostrum in den Orbitalsinus leitet, für den Orbital-Nasalkanal gehalten. Ich will dieses Gefäß Vena facialis ventralis nennen. Bei *Pr. perrotteti* findet sich die orbitale Öffnung dieses Venenkanals da, wo der Präorbitalkanal in die orbitale Scheidewand einzutreten beginnt. Er wendet sich schräg vorwärts und ventralwärts, öffnet sich dann hier in den Orbito-Nasalkanal (Taf. 19 Fig. 48 *Vfa*), ohne jedoch vollständig in diesen überzugehen; er mündet dann in den hintersten Teil der Nasenkapsel, und zwar in der medialen und ventralen Ecke. Die in ihm verlaufende Vena facialis ventralis setzt sich zusammen aus zwei Ästen, dem einen aus dem Orbital-Nasalkanal, dem anderen aus der Nasenkapsel; sie münden nach ihrer Vereinigung nicht direkt in den Orbitalsinus, sondern zunächst in die Vena anterior facialis, die durch den Präorbitalkanal in die Orbita tritt, unmittelbar vor der Mündung in den Orbitalsinus. Diese Lagebeziehung ähnelt der von *Pristiophorus*, wie aus dem zweiten Teile meiner Arbeit zu ersehen ist.

Bei *Pristis cuspidatus* liegt die orbitale Öffnung, wie ich an der Hand meiner Schnittserie und eines präparierten Craniums feststellen konnte, ventral von der orbitalen Öffnung des Präorbitalkanals (Taf. 16 Fig. 24 *Vfa*; Taf. 20 Fig. 56 *Vfa*), direkt vor der Öffnung des Opticus. Er durchsetzt die präorbitale Scheidewand in schräger Richtung nach vorn und mündet hier in das hintere Ende der Nasenkapsel. Ähnlich wie *Pr. cuspidatus* verhält sich in diesem Falle auch *Pr. pectinatus* (Taf. 15 Fig. 21 *Vfa*). Im ganzen stimmt das Verhalten von *Pristis cuspidatus* mehr mit dem von *Raja* überein. Bei letzterer fand ich den Kanal sowohl auf Schnittserien wie auf einem präparierten Cranium an der Stelle, wo GEGENBAUR die orbitale Öffnung des Orbito-Nasalkanals abbildete, etwa an der Stelle, wo orbitale Seitenwand des Craniums und präorbitale Scheidewand unten zusammenstreffen (Taf. 17 Fig. 29 *Vfa*). Er mündet auf der ventralen Oberfläche der präorbitalen Scheidewand. Hier teilt sich die Vena facialis

ventralis in zwei Teile; der eine tritt in das Hinterende der Nasenkapsel, der andere Teil begleitet den Ramus buccalis. Hierin stimmt also *Pr. cuspidatus* mit *Raja* überein, während das Verhalten von *perrotteti*, wo die orbitale Öffnung des Venenkanals in den Präorbitalkanal zu liegen kommt und der ganze Verlauf des Kanals mehr in dem dorsalen Teile der präorbitalen Scheidewand liegt, dem Zustand von *Pristiophorus* ähnelt. In diesem Punkte würde demnach *Pr. perrotteti* ein primitiveres Verhalten aufweisen als *Pr. cuspidatus*.

Auch die Gehirnhöhle und ihre rostrale Fortsetzung vor der Gehirnmasse, die ich als Präcranialhöhle bezeichne, zeigt von den primitiveren Zuständen einige Abweichungen. Sie sind zum Teile schon erwähnt, der Vollständigkeit halber möchte ich sie jedoch an dieser Stelle nochmals wiederholen. Im Gebiet der Nasenkapsel und zwar speziell hinter dem Foramen des Olfactorius haben wir im wesentlichen eine einzige Scheidewand, die die Cranialhöhle vom Lumen der Nasenkapsel trennt; die Teilnahme der oben erwähnten sekundären Kanalwandungen tritt noch etwas zurück. Weiter nach vorn, da wo der Olfactorius austritt, nehmen die sekundären Wandungen (Taf. 19 Fig. 49) deutlichen Anteil an der Begrenzung der betreffenden Hohlräume. Einmal hat sich hier eine Scheidewand ausgebildet, in Gestalt einer halbzyklindrischen Röhre (*W<sub>pr</sub>*), deren konkave Seite den Ramus ophthalmicus umschließt, deren konvexe Seite nach dem Olfactorius hin liegt und auf diese Weise den Präorbitalkanal über der Austrittsstelle des Olfactorius von den Lumina der Cranialhöhle und der Nasenkapsel abschließt. Auch ventral trennt die oben erwähnte sekundäre Knorpelwand (*W<sub>ew</sub>*) den in einer Rinne des Seitenrandes verlaufenden R. buccalis vom Lumen der Nasenkapsel als einen gesonderten Kanal, den sekundären Orbito-Nasalkanal von *Pr. perrotteti*. Schließlich haben wir in dem Teile vor dem Austritt des Olfactorius insofern übereinstimmende Verhältnisse mit den übrigen Rhinoraji, als hier die Nasenkapseln sich vom Rostralknorpel loszulösen beginnen. Die Präcranialhöhle ist dann hier, durch die laterale Knorpelwand des Rostrums, die der anderer Rochen entspricht, vom Präorbitalkanal getrennt (Taf. 19 Fig. 46 *Sa*); die Trennung des Präorbitalkanals vom Lumen der Nasenkapsel wird besorgt durch die Fortsetzung des Nasenkapseldaches (Taf. 19 Fig. 47 *Na*). Der Boden der Präcranialhöhle und Cranialhöhle wird gebildet von der Fortsetzung der Basis cranii und liegt natürlich mit dieser in einem Niveau; auch insofern fand ich den typischen Rochenzustand, als das Rostrum undurchbohrt ist.



Bemerkenswert ist noch die nach vorn ständig zunehmende Dicke der Basalplatte, wodurch eben die Präcranialhöhle rostralwärts an Durchmesser abnimmt (Taf. 19 Fig. 46 *Bp*). Über den dorsalen Abschluß der Cranialhöhle sowie über die Präfrontallücke habe ich oben schon berichtet. Dagegen komme ich auf die gewaltige Fortsetzung der Cranialhöhle auf das Rostrum erst später zurück.

Bereits aus den Zuständen der vorderen Orbita und hinteren Ethmoidalregion geht hervor, daß hier im Vergleich mit den übrigen rostrumtragenden Rochen relativ bedeutende Differenzierungen eingetreten sind. Diese sind eben zurückzuführen auf die bedeutende Größe der auf das Rostrum tretenden Nervenstämme und Gefäße und weiterhin auf die starke Ausbildung der Knorpelmassen. Diese beiden Momente sind dann in letzter Linie bedingt durch die Modifikation des Rostrums.

Ich komme nun zum eigentlichen Rostrum, also der vor den Nasenkapseln gelegenen Partie. Sowohl an Schnittserien wie an trockenen Rostren ist zu sehen, wie sich die Präcranialhöhle nach vorn auf das Rostrum fortsetzt und zwar als medianer unpaarer Kanal (Taf. 18 Fig. 44 *Per* u. 43). Seine Seitenwände (*Sc*) sind die Fortsetzung der Seitenwände des Craniums, sein Boden (*Bp*) die Fortsetzung der Basis cranii, seine Decke fehlt nur im hintersten Teil, eben als Präfrontalstücke. Vom Vorderrande derselben ab besitzt der Kanal während seiner gesamten Ausdehnung auf dem Rostrum ein Knorpeldach. Der Kanal selbst ist ausgefüllt von einem lockeren gallertartigen Bindegewebe. Nach der Spitze hin wird das Lumen des Kanals relativ schnell enger, indem die lateralen und basalen Knorpelmassen an Stärke bedeutend zunehmen (Taf. 18 Fig. 39 *Per*), wodurch der Kanal auch etwas dorsalwärts verschoben erscheint. Schließlich geht er in dem letzten Drittel des Rostrums in eine unpaare hyaline, nur oberflächlich verkalkte Knorpelmasse über, die sich bis an das Vorderende des Rostrums erstreckt (Taf. 18 Fig. 38 *kn*). Ähnliche Verhältnisse fand ich für den medianen Rostralkanal auch bei *Pristis cuspidatus*. Auch hier nimmt die Präcranialhöhle im Rostrum stark an Größe ab, auf Kosten der größeren Ausdehnung der Knorpelmasse, und geht im letzten Drittel in hyalinen Knorpel über (Taf. 20 Fig. 53 *Per*). Wir sahen oben, daß da, wo die Nasenkapseln sich vom Knorpelcranium lösen, Präorbital- und Orbito-Nasalkanal sich einander nähern und miteinander verschmelzen. An der dorsalen und ventralen Seite hat sich je eine Knorpellamelle gebildet (Taf. 19 Fig. 45 *Sen*), die sich nun

beide zur Seitenwand des neuen Kanals vereinigen. Wir haben demnach jederseits von dem medianen unpaaren Kanal, der Präcranialhöhle, einen paarigen zweiten Kanal (*Cn*); in ihm verlaufen Gefäße und Nerven vom Präorbitalkanal und Orbito-Nasalkanal, nämlich *R. ophthalmicus superficialis* und *ophthalmicus profundus*, deren Fasern derartig enge Lagebeziehungen miteinander eingehen, daß sie nicht mehr voneinander zu unterscheiden sind (*Tr'*). Beide verlaufen an der dorsalen Seite des Kanals entlang. Weiterhin verläuft in dem gemeinsamen Kanal die *Vena facialis anterior* (*Vfa*), die zusammen mit der des Orbito-Nasalkanals einen einzigen Stamm bildet, ferner vom Orbito-Nasalkanal aus der *Ramus buccalis* (*Bc*), der an dem ventralen Rande des Kanals entlang zieht, und schließlich die *Arteria rostralis* (*Art. ro*), die ebenfalls durch den Orbito-Nasalkanal tritt und nun an der medianen Wand des Nervenkanals entlang läuft. Weiter nach vorn, bei *Pr. perrotteti* nur eine kurze Strecke vor der Nasenkapsel, beginnt sich die Seitenwand des Nervenkanals allmählich zu verbreitern (Taf. 18 Fig. 43 *Cn*) und bildet dann eine breite Knorpelplatte, die an seiner Außenseite entlang läuft. In ihrem Seitenrande treten in gewissen Abständen Alveolen auf, deren Tiefe nach der Spitze des Rostrums hin zunimmt (Taf. 18 Fig. 39 *Alv*). In ihnen sind die Rostralzähne befestigt. Die dorsale und ventrale Wand einer jeden Alveole bildet auf dem Rostrum eine mehr oder weniger starke Verdickung, die schon auf der äußeren Oberfläche der Säge als Wulst an der Basis eines jeden Zahnes zu erkennen ist (Taf. 13 Fig. 4 u. 5). Voneinander getrennt sind die einzelnen Alveolen durch Scheidewände aus hyalinem Knorpel. Genau wie bei *Pr. perrotteti* fand ich auch die Lage (Taf. 18 Fig. 40) der Kanäle und Zahmalveolen bei *Pr. pectinatus*, *antiquorum* und *zysron*, von denen mir auch Schnittserien zur Verfügung standen, außerdem eine erhebliche Zahl großer und kleiner trocken konservierter Rostra. Ihnen allen gemeinsam ist also das Vorhandensein nur eines Kanalpaares (*Cn*) neben der medianen Präcranialhöhle (*Per*), weiterhin die relativ tiefen Zahmalveolen und das Auftreten von Zähnen bereits kurz vor der Nasenkapsel (Taf. 13 Fig. 4 u. 5). Hinzu kommt dann noch nach Untersuchung von ENGEL (1909, p. 53) die übereinstimmende Gestalt der Zähne. Berichtigen möchte ich an dieser Stelle eine Angabe ENGEL's, der ebenfalls noch in seinen einleitenden Bemerkungen das Vorhandensein von vier Kanälen erwähnt und dementsprechend auch noch einen weiteren Kanal bei *Pristis perrotteti* abbildet (Tab. 17 Fig. 7). Dieser auf der linken

Seite der Abbildung angegebene Kanal ist jedoch, wie ich an den betreffenden Schnittserien feststellen konnte, nur der angeschnittene Teil einer Zahnalveole. Weiterhin kann man leicht in Versuchung kommen, an trocknen Rostra noch ein weiteres Kanalpaar anzugeben, da hier zwischen je 2 Zahnalveolen die hyaline Knorpelmasse eingetrocknet ist, wodurch eben das Vorhandensein eines weiteren Kanalpaares vorgetäuscht wird. Auf einen ähnlichen Irrtum ist auch eine Angabe von DAMES zurückzuführen, der in dem medianen Kanal (1883, p. 137) noch einen kleinen Kanal beschreibt. Dieser Befund ist häufig an trocknen Rostra, besonders am basalen Teile, zu sehen und eben dadurch zu erklären, daß die hyaline Knorpelmasse zwischen der Kalkprismenschicht des Mediankanals (Taf. 18 Fig. 39 *Sr*) einerseits und der seitlichen Kanäle sowie der äußeren Oberfläche andererseits geschrumpft ist; nur so findet auch eine Abbildung DUMÉRIL's (1865, Vol. 2, tab. 9 fig. 7) ihre Erklärung.

Diesen 4 Species steht in seinem Verhalten *Pristis cuspidatus* gegenüber. Auch hier vereinigen sich, wie oben erwähnt, Präorbital- und Orbito-Nasalkanal zum Nervenkanal des Rostrums (Taf. 20 Fig. 54 *Cn*), in dem dieselben Nervenstämme und Gefäße wie bei den anderen Species nach vorn laufen. Wesentlich anders verhält sich hier jedoch die laterale Wand des Kanals (*Sen*). Etwa an der Stelle, wo bei anderen Pristiden das hinterste Zahnpaar liegt, beginnt sie sich zu verdicken (Taf. 20 Fig. 53 *Sen*). An dieser Stelle finden wir ein größeres dorsales (Taf. 16 Fig. 24 *Camp*) und kleineres ventrales Foramen (Taf. 16 Fig. 25 *Camp'*), die schräg nach oben resp. unten gerichtet sind. Hier beginnen also 2 Kanäle, ein dorsaler und ventraler, die sich sofort nach ihrem Eindringen in die vordere laterale Knorpelwand des Nervenkanals (Taf. 20 Fig. 53 *Sen*) zu einem einzigen Kanal vereinigen. Auf diese Art kommt es also bei *Pr. cuspidatus* zur Bildung eines weiteren Kanalpaares (Taf. 18 Fig. 41 *Camp*, Taf. 13 Fig. 1 *Camp*), eines 4. und 5. Kanals, in welche die LORENZINI'schen Ampullen der äußeren buccalis- und zum größten Teil der ophthalmicus-Gruppe gerückt sind (Taf. 18 Fig. 41 *Tr' Gr* u. *A Bc Gr*). Diese liegen bei den übrigen 4 Species, wie ich an der Hand meiner Präparate, wenigstens für *Pr. pectinatus*, *perrotteti* und *antiquorum*, feststellen konnte, außerhalb der rostralen Knorpelmasse (Taf. 18 Fig. 39 *Tr' Gr* u. *A Bc Gr*, Fig. 40 u. 42). Auch trockne *cuspidatus*-Rostra zeigen die erwähnten Besonderheiten. 2 Rinnen dringen als 2 schräg nach hinten offene Foramina in die rostrale Knorpelmasse ein. Von der Ver-



einigung jener Rinnen zu einem Kanal ab, den ich im Gegensatz zum Nervenkanal Ampullenkanal nennen will, bleibt noch ein großes Stück des Rostrums zahnfrei, etwa  $\frac{1}{4}$  oder auch  $\frac{1}{5}$  des ganzen Rostrums (Taf. 16 Fig. 24 u. 25). Auch hierin unterscheidet sich *Pr. cuspidatus* vollständig von den anderen Species. Die Alveolen selbst sind sehr wenig tief, was mit der Ausbildung eines weiteren Kanalpaares in Beziehung stehen mag (Taf. 13 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 41 *Alv*).

Hiermit wäre aber jene Frage nach der Zahl der im Pristidenrostrum verlaufenden Kanäle dahin gelöst, daß sich bei allen 5 von GÜNTHER aufgeführten Species ein medianer unpaarer Kanal findet, der die Fortsetzung der Cranialhöhle bildet (*Per*). Weiterhin kommt ein paariger Kanal (*Cn*) hinzu, der aus der Vereinigung von Präorbital- und Orbito-Nasalkanal entsteht und das Rostrum mit Gefäßen und Nerven versorgt. Diese 3 Kanäle finden sich bei *Pristis perrotteti*, *pectinatus*, *zysson* und *antiquorum*. Bei *Pr. cuspidatus* kommt noch ein weiteres Kanalpaar hinzu (*Camp*), so daß wir hier 5 Kanäle finden. In diesem lateralen Kanalpaar, den Ampullenkanälen, liegen die LORENZINI'schen Ampullen der äußeren buccalis- und der ophthalmicus-Gruppe mit Ausnahme der hinteren. Eine häufig in der Literatur (GÜNTHER, 1870, Vol. 8, p. 436, ENGEL, 1909, p. 53) wiederkehrende Angabe von 4 resp. 2 Kanälen im Rostrum ist darauf zurückzuführen, daß in dem vordersten Drittel des Rostrums der unpaare mediane Kanal nicht mehr vorhanden ist (Taf. 13 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 38 *kn*).

Vergleichen wir diese Zustände mit den Verhältnissen bei anderen Rhinoraji. Allgemein unterscheidet GEGENBAUR das Rostrum der Rochen von dem der Haie als undurchbohrtes Rostrum deshalb, weil bei ersteren ein Kanal fehlt, der die Nasallücke mit dem Innern der Cranialhöhle verbindet (GEGENBAUR, 1872, p. 91). Einen weiteren Unterschied sieht er darin, daß die Entwicklung des Rostrums eine größere Breite des Internasalraumes bedingt, so daß die Nasenkapseln weiter auseinanderrücken. Was *Rhynchobatus* und *Rhinobatus* (Taf. 21 Fig. 60 u. 61) betrifft, so setzt sich hier die Präcranialhöhle auf das Rostrum fort und ist auf dessen ganze Länge ausgedehnt: erfüllt ist sie mit einem ähnlichen gallertigen Gewebe wie die Präcranialhöhle bei *Pristis* (GEGENBAUR, 1872, p. 92) (Tab. 6 fig. 3). Die Seitenwände des Rostrums setzen die lateralen Wände des Craniums nach vorn fort, ihre Basis die Basis cranii. Die Präfrontallücke selbst liegt nur im hinteren Teile des Rostrums (Taf. 21 Fig. 60 u. 61), so daß die Präcranialhöhle in der vorderen

Partie eine Decke besitzt. Ähnlich verhält sich nach meiner obigen Ausführung das Rostrum von *Raja clavata*, nur daß hier der Präcranialhöhle eine Decke fehlt (Taf. 17 Fig. 31—34 D), die Präfrontallücke sich daher bis an die Spitze des Rostrums erstreckt, während *Raja vomer* (vgl. GEGENBAUR) und *Raja oxyrhynchus* (Taf. 21 Fig. 63), von der mir 2 Exemplare aus der Sammlung des Senckenbergianums zu Frankfurt vorlagen, sich hierin enger den Rhinobatiden anschließen, denen sie überhaupt näher zu stehen scheinen als die übrigen Species der Gattung *Raja*.

Daraus geht also hervor, worauf auch schon GEGENBAUR (1872, p. 93) hingewiesen hat, daß der mediane unpaare Kanal des Pristidenrostrums (*Per*) mit seiner Wandung dem Rostrum der übrigen Rhinoraji entspricht; und dementsprechend ist auch der mediane Kanal des Pristidenrostrums identisch mit der Präcranialhöhle der Rochen. Dagegen müssen das laterale Kanalpaar der oben erwähnten 4 *Pristis*-Species ebenso wie die 2 Paare von Kanälen am *Pr. cuspidatus*-Rostrum als sekundäre Neubildungen der Pristiden aufgefaßt werden, für die sich entsprechende Verhältnisse bei den übrigen Rochen nicht finden. Daß jene unpaare mediane Knorpelmasse, in die die Präcranialhöhle des Pristidenrostrums ausläuft einen sehr großen Teil des ganzen Rostrums einnimmt, während sie bei *Rhynchobatus* und *Raja* ganz zurücktritt gegenüber der Ausdehnung der Präcranialhöhle, dürfte eben darauf zurückzuführen sein, daß gerade der vorderste Teil des Rostrums bei Pristiden bedeutend gestreckt ist. An dieser Stelle sei noch hervorgehoben, daß durch das Vorhandensein einer überdachten Präcranialhöhle *Pristis* näher den Rhinobatiden als den Rajiden zu stehen scheint. In einem anderen Punkte kann ich mich GEGENBAUR nicht vollkommen anschließen, wenn er nämlich sagt (p. 92, 1872): „Ein medianer weiterer Canal bildet die Fortsetzung des Praeorbitalcanals.“ Diese Angabe ist nur teilweise richtig. Denn wie ich oben nachgewiesen habe, entsteht der Nervenkanal des Rostrums aus der Vereinigung von Präorbital- und Orbital-Nasalkanal.

Parallel dem vorderen Ende der Nasenkapsel fand ich bei *Pristis perrotteti* am Seitenrande des Rostrums ein kleines Knorpelstäbchen (Taf. 14 Fig. 11 u. 12 r'). Um dieses Knorpelstäbchen tritt nun die suborbitale Schleife des Infraorbitalkanals auf die ventrale Seite (Taf. 18 Fig. 44 r'; Taf. 19 Fig. 45). Interessant insofern, als sie eventuell über die Natur jenes Knorpelstäbchens Aufklärung geben können, sind die Verhältnisse bei *Raja*. Hier erstrecken sich die

Knorpelstrahlen des Propterygiums bis in die Nähe des Vorderendes des Rostrums (Taf. 21 Fig. 63 *r*), und an der Vorderseite des am weitesten nach vorn reichenden Knorpelstrahles, finde ich ebenfalls das Vorderende der suborbitalen Schleife des Infraorbitalkanals (Taf. 17 Fig. 36 *r*), d. h. also den Punkt, wo der Infraorbitalkanal auf die ventrale Seite tritt. Bei *Rhinobatus thouini* war an einem jungen in Spiritus konservierten Tiere des Gießener Instituts der Übertritt des Sinneskanals auf die ventrale Seite zu erkennen (Taf. 21 Fig. 61), doch fand ich an der betreffenden Stelle keine Knorpelstäbchen, und das vorderste Ende des ersten Flossenstrahles des Propterygiums (Taf. 21 Fig. 61 *r*) hatte noch nicht den Punkt des Übertritts erreicht; ebenso verhielt sich ein Exemplar von *Rhynchobatus djeddensis* der Sammlung der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft (Taf. 21 Fig. 60 *r*). Ob nun jenes Knorpelstäbchen dem vordersten Ende des ersten Flossenstrahles von *Raja* entspricht, habe ich unten im vergleichenden Teile auseinandergesetzt. Während bei *Raja* dieses Knorpelstäbchen, also das Vorderende des ersten Knorpelstrahles des Propterygiums, weit vorn im vordersten Viertel des Rostrums liegt, ebenso auch der Übertritt der suborbitalen Schleife, findet sich bei *Rhynchobatus* jener Übertritt im hinteren Drittel des Rostrums. Bei *Pristis* liegt das betreffende Knorpelstück mit der Übertrittsstelle der suborbitalen Schleife in einem Niveau mit dem Vorderrande der Nasenkapsel. Auch diese verschiedene Lagerung dürfte darauf hinweisen, daß sich bei *Rhynchobatus* und noch mehr bei *Pristis* gerade die vordere Partie des Rostrums in die Länge gestreckt hat.

An der hinteren Wand der Nasenkapsel, also an der präorbitalen Scheidewand, ist bei den Pristiden der Schädelflossenknorpel eingelenkt (Taf. 16 Fig. 22 u. 23 *M*). Er ist hier klein und artikuliert nur mit dem medianen Teile seiner Vorderseite, während der laterale Teil als kleiner Fortsatz (*M'*) nach vorn frei vorspringt (Taf. 14 Fig. 11 u. 12). Der Knorpel selbst erstreckt sich bei den Pristiden von der präorbitalen Knorpelmasse aus schräg nach hinten und bildet einen nach innen konkaven Bogen. Hier liegt er zunächst ventral vom Auge (Taf. 19 Fig. 48—52 *M*), so daß er scheinbar eine ventrale Stütze desselben bildet, und endet bereits frei in der hinteren Orbita in der Kiefermuskulatur (Taf. 20 Fig. 55 u. 56 *M*, ebenso Taf. 21 Fig. 62 *M*). Er zeigt also keine Beziehung zu Knorpeln der Brustflosse, wie es GEGENBAUR angibt (1872, p. 109): „Jene Fälle, in denen die Brustflosse mit der Basalreihe der Glieder



des Propterygiums den Schädelflossenknorpel erreicht, werden den neuesten Zustand in seiner niedersten Form vorstellen. Wir finden denselben bei *Rhynchobatus* und *Pristis*.“ MÜLLER u. HENLE dagegen (1841, p. 105) weisen schon darauf hin, daß der Schädelflossenknorpel bei *Pristis* von der Brustflosse nicht erreicht wird.

Der Schädelflossenknorpel wird von zahlreichen einzelnen Kanälen durchbohrt, in denen Nerven und Gefäße auf die ventrale Seite treten. Die Nerven gehören meist dem äußeren R. buccalis an und versorgen die seitlichen Partien des Infraorbitalkanals (Taf. 19 Fig. 48–52). Bei *Rhynchobatus laevis* ist nach Angaben GEGENBAUR'S (1872, p. 105 u. 109) der Knorpel größer. Er articuliert hier ebenfalls am hinteren Rande der Nasenkapsel und tritt in Beziehung zu der Basalreihe der Glieder des Propterygiums. Die Flosse dient hier, wie GEGENBAUR meint, mehr als Verbindungsglied mit dem Cranium denn als Stütze der Flosse. Bei *Rhynchobatus djeddensis* tritt, wie die Röntgenaufnahme (Taf. 21 Fig. 60 *M*) zeigt, der Schädelflossenknorpel nur mit dem allervordersten Teile des Propterygiums in Berührung, während jener vordere Fortsatz (*M'*) des Schädelflossenknorpels hier sehr stark ausgebildet ist und anscheinend mit zur Festigung des Seitenrandes dient. Besonders gut sind hier einige Foramina sichtbar, die schon mehr fensterähnlich den Knorpel durchsetzen. Sie dürften den Nervenkanälchen des Ramus buccalis entsprechen, wie wir sie bei den Pristiden fanden, nur sind sie hier durch ihre bedeutendere Größe ausgezeichnet. Bei *Rhinobatus thouni* (Taf. 21 Fig. 61 *M*) tritt der Knorpel zu einem schon verhältnismäßig großen Teile des Propterygiums in Beziehung und funktioniert hier wirklich als Stützapparat der Teile der Brustflossen. Bei *Raja* (Taf. 21 Fig. 63 *M*) dagegen finden wir einen wesentlich anderen Zustand, insofern als der Schädelflossenknorpel hier an der Seitenwand der Nasenkapsel articuliert und fast direkt lateralwärts gerichtet ist. GEGENBAUR sagt hierüber: „Bei *Raja* ist die Flosse weiter über den Schädelflossen-Knorpel hinaus entwickelt. Das Ende des Propterygiums erstreckt sich bis nahe an die Verlängerung des Schädels in das Rostrum, und der genannte Knorpel ist hier Stütze des Flossen-Skeletes geworden.“ Allen hier betrachteten Rhinoraji gemeinsam ist die Gestalt des Schädelflossenknorpels. Mit dem stärkeren Basalteile sind sie an der Nasenkapsel des Schädels, mit dem dünneren lateralen Rande jedoch nur bei Rhinobatiden und Rajiden, nicht bei Pristiden, der medialen Fläche den betreffenden Teilen des Flossenskelets angefügt.

### Die Knorpelverkalkung des Rostrums.

Angaben über die Anordnung der Knorpelverkalkung und deren histologischen Bau fand ich zuerst bei WILLIAMSON (1831, p. 177), der sich sowohl mit dem Bau als mit ihrer Lage beschäftigt hat. Wichtig ist, daß er die Prismen aus zwei Teilen entstehen läßt, einmal einem bindegewebigen Keile, der in die hyaline Knorpelmasse einwuchert. Um diesen herum findet nun die 2. Verkalkung des hyalinen Knorpels statt, die er noch „Ossification“ nennt, und zwar derart, daß an der Spitze des eingewucherten Keiles die Verkalkung beginnt und nicht an der Basis derselben, also nicht am Perichondrium. KÖLLIKER schließt sich 1860, p. 146 ebenfalls der Auffassung von WILLIAMSON an, wonach in die Kalksäulen ein bindegewebiger Keil vorher eingedrungen ist. Ohne auf die Entwicklung und den histologischen Bau der Kalkprismen näher einzugehen, möchte ich hier nur bemerken, daß ich nirgends und auf keinem Stadium eine derartige Einwucherung des Bindegewebes fand, trotzdem mir sämtliche Entwicklungsstadien der Knorpelverkalkung zur Verfügung standen. Vielmehr scheinen die fibrillären Fasern, sowohl Radiär- wie Längsfasern, der Kalkprismen erst während der Verkalkung und aus dem hyalinen Knorpel sich zu bilden. Nur darin stimmen meine Befunde mit denen von WILLIAMSON und KÖLLIKER überein, daß die Verkalkung und Prismenbildung nicht an der Außenseite des Knorpels beginnt, sondern an einem Punkte, der etwas in die hyaline Knorpelmasse hinein verschoben ist. Jene Kalkprismen auf dem Rostrum sind von den Verkalkungen an anderen Knorpelteilen von *Pristis* und den übrigen Selachiern nur ihrer Größe und ihrer stärkeren Ausbildung nach verschieden, ihrem Wesen nach entsprechen sie denselben.

Was ihre Lage am Pristidenrostrum anlangt, so findet sich allgemein eine Prismenlage nur an der Oberfläche der hyalinen Knorpelmasse, also am Rande des hyalinen Knorpels, sowohl an der Außenfläche wie an der Auskleidung der Kanäle und Alveolen (Taf. 13 Fig. 1). Wir treffen daher eine äußere Prismenlage (Taf. 13 Fig. 1 *a*) an dem äußeren Rande des Knorpelrostrums, die an den Seitenrändern in die Prismenreihe der Alveolen übergeht (*b*); eine zweite Prismenschicht bildet die Auskleidung eines jeden Längskanals des Rostrums (*c*). Wie *Pr. cuspidatus* zeigt, besitzt auch der mediane Kanal eine Kalkprismenschicht, deren Prismen jedoch gerade bei jungen Tieren bedeutend kleiner sind als die des übrigen Rostrums (Taf. 20 Fig. 53 *kpr.*). In ähnlicher Weise sind auch die kleinen

Querkanäle, die von den Rostralkanälen auf die Oberfläche des Rostrums führen, von einer Prismenschicht ausgekleidet. Umgekehrt fehlt eine Verkalkung des Knorpels da, wo dieser keine Beziehung zur Oberfläche zeigt, wie am hyalinen Mittelstück in der Verlängerung der Präcranialhöhle (Taf. 13 Fig. 1 *kn*). Hier haben wir von der Knorpelmasse aus nach oben, unten und den Seiten nur eine einzige Prismenschicht. Insofern stimmt mein Befund mit dem GEGENBAUR'S nicht überein, als er für den medianen Kanal nur an der Wurzel eine Kalkprismenschicht fand, während in Wirklichkeit der gesamte mediane Kanal von einer Verkalkung ausgekleidet ist, die allerdings bei jungen Tieren schwächer ausgebildet ist. Daher erwähnt er auch als dorsale Decke der Präfrontalstücke nur die äußere Prismenschicht (1872, p. 92). Im übrigen entsprechen meine Befunde denen GEGENBAUR'S. Nochmals möchte ich auch hier darauf hinweisen, daß an trocknen Rostra die hyaline Knorpelmasse stark geschrumpft ist, während die Kalkprismenwände erhalten bleiben. Hierdurch wird häufig das Vorhandensein weiterer Kanäle vorgetäuscht, wie es auch GEGENBAUR (1872, p. 93) von der DUMÉRIL'schen Abbildung erwähnt (1865, tab. 2, tab. 9 fig. 5). Nicht ganz richtig ist eine Bemerkung KÖLLIKER'S, wenn er vom Seitenrande des Rostrums sagt (1860, p. 146): „Auf diese Säulen kommt dann meist, mit Ausnahme des Randes selbst, eine dünne Lage echten Knorpels und im Innern endlich kurze kleine Säulen, welche Säulen zum Theil deutlich in zwei, wohl auch in drei Reihen angeordnet sind.“ Nirgends konnte ich finden, daß vom Rande der Säge aus drei oder gar vier Säulenschichten auf einander folgen. Der Befund KÖLLIKER'S stimmt auch damit nicht überein, daß Prismen nur an der Oberfläche des Knorpels und dann nur in einer Schicht sich bilden.

Am größten ausgebildet fand ich die Prismen im allgemeinen in der äußeren Lage (Taf. 13 Fig. 1 *a*), besonders im dorsalen und ventralen Teil des hyalinen Mittelstücks (*kn*). Sehr flach und klein sind sie an den Seiten dieser medianen Knorpelmasse, während sie im Bereich der Alveolen wieder sehr groß sind.

Die Basalfläche der Kalkprismen, d. h. diejenige, mit der sie an das Perichondrium grenzen, ist meist eben, die der Basalfläche entgegengesetzte Seite meist pyramidenförmig zugespitzt, so daß das Prisma auf Querschnitten ein Fünfeck darstellt (Taf. 13 Fig. 1). Da nun die Kalkprismen beider Schichten, der äußeren und inneren, meist alternierend stehen, so greifen sie zahnradartig mit ihren Spitzen ineinander, wodurch eben eine erhöhte Festigkeit des Skelets



der Säge erreicht wird. Hier wäre noch zu erwähnen, daß sich unverkalkter hyaliner Knorpel einmal in dem vorderen medianen Teil in der Fortsetzung und Umgebung des Mediankanals erhalten hat (*kn*), weiterhin zwischen je zwei Zahnalveolen, und schließlich bleiben auch an der Stelle, wo die Prismenlage zweier Kanäle oder der Alveolenschicht sich mit der äußeren Schicht kreuzt, eine größere Knorpelmasse unverkalkt (*kn'*).

#### Die Anordnung des fibrillären Bindegewebes auf dem Rostrum.

Die oberflächliche fibrilläre Bindegewebsmasse besteht aus longitudinalen und Querfaserbündeln, die miteinander abwechseln. Die ringförmig verlaufenden Faserbündel entsenden Äste zwischen die longitudinalen, ihre Äste vereinigen sich mit anderen Ringfaserbündeln und bilden so auf Querschnitten ein Netzwerk, in dessen Maschen die longitudinalen Faserbündel liegen. Nach dem Rande der Säge hin gehen die longitudinalen Bündel allmählich in transversale und schräge über. In diese Bindegewebsmassen eingebettet liegen bei *Pristiden* das Seitenkanalsystem und die LORENZINI'schen Ampullen, mit Ausnahme von *Pr. cuspidatus*, wo diese letzteren, wie bereits erwähnt, in das zweite Kanalpaar hineingerückt sind.

Auf der dorsalen und ventralen Seite zeigt die hyaline Knorpelmasse jederseits vom unpaaren Mediankanal (Taf. 13 Fig. 1 *bg*) eine flache Einbuchtung. In ihr verläuft eine starke Masse longitudinaler Bindegewebsbündel nach vorn, die durch ringförmige Fasern von dem übrigen fibrillären Bindegewebe abgeschlossen ist. Allgemein fand ich, daß die Bindegewebslagen, die KÖLLIKER hier Faserknochen nennt (1866. p. 144), nicht in derartig scharf voneinander abgesonderten Schichten getrennt sind, wie er es angibt.

Weiterhin zu erwähnen sind die fibrillären Bindegewebsmassen, die die Rostralkanäle auskleiden. Sie fehlen dem medianen Kanal, der die Fortsetzung der Präcranialhöhle bildet (*Per*). Dieser ist erfüllt von einem lockeren, gallertartigen Bindegewebe (Taf. 20 Fig. 53 *Per*). Die Nervenkanäle dagegen sind ausgekleidet von starkem fibrillärem Bindegewebe, das bei *Pr. perrotteti* etwa da zuerst auftritt, wo sich Präorbital- und Orbito-Nasalkanal vereinigen. In der Hauptsache sind es longitudinale Faserbündel, die den Wänden des Kanals dicht angelagert sind und lateral eine dünnere Schicht bilden als an der dorsalen und ventralen Seite (Taf. 13 Fig. 1 *bgi*). An diese longitudinale Masse schließt sich ein sehr lockeres Bindegewebe,

das auch die hier verlaufenden Nerven und Gefäße umschließt und von dem aus Radialfasern sich netzförmig zwischen die longitudinalen Bündel legen.

### Das Seitenkanalsystem.

Wie bei den übrigen Selachiern<sup>1</sup> fanden sich auch bei den Pristiden 4 Sinneskanäle, für die ich die am meisten gebrauchten Benennungen von EWART (1895) und ALLIS (1902) beibehalten werde, nämlich: Supraorbitalkanal, Infraorbitalkanal, Hyomandibularkanal und Lateralkanal. Von diesen kommen für die vordere Kopfregion nur der Supraorbital- (*Supr. C*) und der Infraorbitalkanal (*Inf. C*) in Betracht, auf deren Besprechung ich mich im Folgenden beschränken will. Denn nur sie bieten in bezug auf Innervation und Verlauf wesentlich abweichende Verhältnisse von den anderen Selachiern dar und zwar besonders in ihrem rostralen Verlauf.

#### I. Der Supraorbitalkanal.

Der dorsale Teil des Supraorbitalkanals beginnt etwa in gleicher Höhe mit dem Hinterrande des Auges (Taf. 14 Fig. 14 *Supr. C*<sub>1</sub>) wie auch bei *Raja* (EWART u. MITCHELL, 1895), an der Vereinigung des Canalis lateralis, infraorbitalis und supraorbitalis. In seinem Verlauf ist er, wie auch bei *Raja*, in eine flache Rinne des Schädeldaches eingebettet und liegt hier direkt dorsal über der lateralen Orbitalwand. In der Ethmoidalregion behält er diese Lage zunächst bei (Taf. 19 Fig. 52 *Supr. C*). In einer Höhe mit der Lücke im Präorbitalkanal (Fig. 47 *Supr. C*) wendet er sich allmählich lateralwärts und liegt hier dorsal von dieser Öffnung. An ihrem vorderen Ende hat er den Nervenkanal des Rostrums überquert (Taf. 19 Fig. 45 *Supr. C*) und liegt nun dorsal von der lateralen Wand des Kanals (vgl. Taf. 14 Fig. 11 *Supr. C*), um in dieser Lage dorsal und lateral vom Nervenkanal bis an das vorderste Ende des Rostrums zu bleiben (Taf. 18 Fig. 38 *Supr. C*). Ob er hier wie bei den anderen Haien und Rochen in den ventralen Supraorbitalkanal übergeht, habe ich nicht untersuchen können, es ist jedoch anzunehmen (Taf. 14 Fig. 14 *Supr. C*<sub>2</sub>). *Raja* unterscheidet sich insofern von *Pristis*, als hier der Supraorbitalkanal im Bereich der Nasenkapsel sich medianwärts (Taf. 17 Fig. 31 *Supr. C*<sub>1</sub>) wendet und auf dem Rostrum über und lateral der seitlichen Knorpelwand liegt (Taf. 17 Fig. 32 *Supr. C*<sub>1</sub>), während er bei *Pristis* der lateralen Wand des Nervenkanals entlang läuft.

Der ventrale Teil des Supraorbitalkanals (Taf. 17 Fig. 15 *Supr. C<sub>2</sub>—C<sub>3</sub>*) liegt auf dem Rostrum derart, daß er am lateralen Ende der Zahnalveolen entlang zieht, lateral von dem ihm parallel laufenden Infraorbitalkanal (Taf. 18 Fig. 38 u. 39 *Supr. C<sub>2</sub>*). Auch Querschnitte von *Pr. pectinatus* (Fig. 40), ebenso ein junger Embryo von *Pr. perrotteti* (Fig. 42), zeigen diese Verhältnisse. Diese Lage behält er auf dem größten Teile des Rostrums bei. Erst hinter dem hintersten Zahnpaare (Taf. 18 Fig. 43 *Supr. C<sub>2</sub>*) verlagert er sich etwas medial, nähert sich stark dem ihm parallellaufenden Teil des Infraorbitalkanals und liegt hier ventral und lateral vom Nervenkanal. So verläuft er bis in die Region der vorderen Nasenkapsel (Taf. 14 Fig. 12 *Supr. C<sub>3</sub>*). Hier kehrt er plötzlich in einer scharfen Krümmung um (Taf. 19 Fig. 45 *Supr. C<sub>3</sub>*) und läuft wiederum unter der lateralen Wand des Rostrums entlang nach vorn bis unmittelbar hinter den hintersten Zahn (Taf. 14 Fig. 12 *Supr. C<sub>4</sub>*). An dieser Stelle bildet er abermals eine Krümmung, jedoch von bedeutend größerem Winkel, und läuft nun nahe dem lateralen Rande des Rostrums entlang, zunächst ventral von dem hier in verhältnismäßig großer Ausdehnung auftretendem Bindegewebe (Taf. 19 Fig. 46 *Supr. C<sub>4</sub>*). Der ventrale Teil des Supraorbitalkanals bildet also, wie auch aus der Rekonstruktionsfigur (Taf. 14 Fig. 12 u. Fig. 15 *Supr. C*) zu erkennen ist, etwa zwischen Nasenkapsel (N) und dem hintersten Zahnpaare des Rostrums eine doppelte Schleife. Die erste mediane Schleife ist nach vorn offen, besitzt nur eine geringe Weite, da ihre beiden Schenkel dicht nebeneinander hinlaufen. Die zweite Schleife ist nach hinten offen, ihr lateraler Schenkel entfernt sich nach hinten immer weiter von dem medianen und läuft mehr oder weniger dem Seitenrande des Rostrums parallel. Wir finden hier also eine ähnliche Doppelschleife wie bei Rhinobatiden (GARMAN, 1888, tab. 24), nur daß bei letzteren beide Schleifen fast die gleiche Spannweite besitzen. Bei *Raja* hingegen (EWART, 1891, fig. 7) besitzt die mediane Schleife eine große Spannweite, d. h. ihre beiden Schenkel laufen nach vorn auseinander, während die seitliche Schleife nur eine geringe Spannweite zeigt, ihre Schenkel laufen fast miteinander parallel. Die Rhinobatiden nehmen also in diesem Falle eine Zwischenstellung ein, von der Pristiden und Rajiden in verschiedener Richtung abweichen. Der laterale Teil des ventralen Supraorbitalkanals behält bei *Pristis* auch in seinem weiteren nach hinten gerichteten Laufe seine zum Außenrande des Rostrums parallele Lage bei (Taf. 14 Fig. 12 u. 15 *Supr. C<sub>4</sub>*), liegt dann seitlich von der



Nasenkapsel parallel einem lateralen Teil des Infraorbitalkanals, der hier auf die ventrale Seite tritt (Taf. 19 Fig. 46 *Supr. C<sub>4</sub>*). Von dem hinteren Rande der Nasenkapseln ab verläuft er unter dem lateralen Teile des Schädelknochenknorpels hin (Fig. 48 *Supr. C<sub>4</sub>*) und dann mit diesem weiter nach hinten, um schließlich in gleicher Höhe mit der Mitte des Auges in das vordere Ende des orbito-nasalen Teiles des Infraorbitalkanals zu münden (Taf. 14 Fig. 15; Taf. 19 Fig. 51 *Supr. C<sub>5</sub>*). Bei *Rhinobatus* (GARMAN) und *Raja* (EWART) mündet der Kanal in die suborbitale Schleife des Infraorbitalkanals, noch bevor diese nach hinten den Hyomandibularkanal abgegeben hat.

Demnach unterscheiden wir auch bei *Pristis* am Supraorbitalkanal zwei Hauptteile, einen dorsalen (*Supr. C<sub>1</sub>—C<sub>2</sub>*), der in der hinteren Orbitalregion an der Vereinigung von Canalis lateralis und infra-orbitalis (*Supr. C<sub>1</sub>*) beginnt und sich bis zur Spitze des Rostrums erstreckt (*Supr. C<sub>2</sub>*), und einem ventralen Teil (*Supr. C<sub>2-3</sub>*), der wiederum in drei Abschnitte zerfällt, einen ersten und zugleich größten von der Spitze des Rostrums bis zur ersten Schleifenkrümmung (*Supr. C<sub>2-3</sub>*), einen zweiten von hier bis zur zweiten Schleifenkrümmung (*Supr. C<sub>3-4</sub>*) und einen dritten bis zur Vereinigung mit dem orbitonasalen Teil des Infraorbitalkanals (*Supr. C<sub>4-5</sub>*). Alle drei sind auch durch die Art ihrer Innervation verschieden, auf die ich unten zu sprechen kommen werde.

Nach der Benennung GARMAN'S (1888) entsprechen dem Supraorbitalkanal 3 Kanäle, Cranial-, Rostral- und Subrostralkanal, Benennungen, die man für die entsprechenden Teile des Supraorbitalkanals beibehalten kann, wie es EWART für *Raja* und *Somniosus* getan hat.

Der dorsale Teil des Supraorbitalkanals besitzt auf seiner ganzen Länge ausführende Röhren, die sich verästeln und miteinander kommunizieren, wie entsprechende Querschnitte zeigen (Taf. 19 Fig. 47 *Supr. C. Rö*). Dichter liegen die ausführenden Röhren im hinteren Teile des Supraorbitalkanals, also in der Orbital- und hinteren Ethmoidalregion, während sie auf dem eigentlichen Rostrum in größeren Abständen voneinander liegen. Sie besitzen eine bedeutende Länge, kommunizieren miteinander und münden dann weit entfernt von ihrem Ursprunge, lateral oder medial vom Supraorbitalkanal, nach außen. Auch bei *Rhinobatus* besitzt der dorsale Teil des Supraorbitalkanals, wie die Abbildung GARMAN'S (1888 tab. 24) zeigt, ausführende Röhren, die im cranialen Teile auf der medialen, im rostralen Teile des Kanals auf der lateralen Seite des Supraorbitalkanals nach

außen münden. Bei *Raja* (EWART, 1891, p. 89) finden sie sich nur im cranialen Teil, also in der Orbita und dem Gebiet der Nasenkapseln, sie fehlen dagegen im rostralen Teil. In dem ersten und zweiten Abschnitt des subrostralen Teiles sind sie bei *Raja* ebenfalls vorhanden, dagegen fehlen sie im Bereich der Schleife.

Der zweite Sinneskanal, der für die vordere Kopfreion in Betracht kommt, ist der Infraorbitalkanal. Er beginnt etwa kurz vor dem Hinterrande des Auges in der hinteren Orbitalregion, da wo sich auch der dorsale Supraorbitalkanal und der Canalis lateralis abzweigen (Taf. 19 Fig. 52, Taf. 14 Fig. 14 *Inf. C*<sub>1</sub>). Er wendet sich zunächst etwas nach hinten ventral und lateral, läuft dem Hinterrande des Auges entlang, als Orbitalkanal GARMAN's, bis er dessen ventrale Seite erreicht. Hier wendet er sich plötzlich nach vorn und zieht nun dem ventralen Rande des Auges entlang nach vorn (Taf. 19 Fig. 52 *Inf. C*<sub>2</sub>). In der Ethmoidalregion liegt er zunächst dorsal vom Schädelflossenknorpel (Taf. 19 Fig. 49; Taf. 14 Fig. 11 *Inf. C*<sub>2</sub>), dann dorsal von der starken longitudinalen Bindegewebsmasse, die an letztere anschließt und zwischen Nasenkapsel und hinterstem Zahnpaar dem Seitenrande des Rostrums eine bedeutende Festigkeit verleiht. Etwa in gleicher Höhe mit dem Vorderende der Nasenkapsel (Taf. 14 Fig. 11, 12, 14, 15 *Inf. C*<sub>2</sub>) tritt der Infraorbitalkanal um ein kurzes Knorpelstäbchen auf die ventrale Seite (Taf. 19 Fig. 45 *Inf. C*<sub>2</sub>). Bei *Raja* findet der Übertritt des dorsalen Infraorbitalkanals auf die ventrale Seite, wie EWART, fig. 3 zeigt, fast an der Spitze des Rostrums statt, etwa in gleicher Höhe mit dem Vorderende der Supraorbitalschleife. Hier durchsetzt er, wie ich an einer Schnittserie erkennen konnte, das vorderste Ende des vordersten Knorpelstrahles des Propterygiums (Taf. 17 Fig. 36 *Inf. C*<sub>2</sub>). Bei dem mir zur Verfügung stehenden Exemplar von *Rhinobatus* liegt die Übertrittsstelle nicht so weit nach vorn verschoben wie bei *Raja*, so daß *Rhinobatus* hier eine Zwischenstellung zwischen *Raja* und *Pristis* einnimmt. Das Propterygium hat mit seinen vordersten Knorpelstrahlen noch nicht die Übertrittsstelle erreicht, dementsprechend fehlt denn auch, wie oben bereits erwähnt, an dieser Stelle ein Knorpelstäbchen. Die Beziehung dieses Knorpelstäbchens zum Skelet anderer Selachier habe ich bereits oben erörtert. Nach seinem Übertritt auf die ventrale Seite verläuft der Infraorbitalkanal zunächst nach hinten ventral von dem oben erwähnten longitudinalen Bindegewebe des Seitenrandes (Taf. 14 Fig. 12 *Inf. C*<sub>2</sub>), dann auch ventral vom Schädelflossenknorpel und lateral vom ventralen Supra-

orbitalkanal (Taf. 19 Fig. 50 *Supr.*<sub>2</sub>). In der hinteren Orbita wendet er sich wiederum nach vorn und medianwärts, während seine ursprüngliche Richtung von Canalis hyomandibularis fortgesetzt wird (Taf. 19 Fig. 52; Taf. 14 Fig. 15 *Inf.* *C*<sub>3</sub>). In seinem nunmehr nach vorn gerichteten Laufe nimmt der Infraorbitalkanal bald darauf den C. supraorbitalis lateralis auf (Taf. 14 Fig. 12 *Inf.* *C*<sub>4</sub>), wendet sich dann mehr im Bogen ganz medialwärts und erreicht den ventralen Rand des Knorpelcraniums (Taf. 19 Fig. 50 *Inf.* *C*<sub>4</sub>) an der Stelle, wo der C. praenasalis in die Schädelkapsel eindringt. Hier wendet er sich schräg nach hinten und medianwärts (Taf. 14 Fig. 15 *Inf.* *C*<sub>4</sub>) und vereinigt sich kurz vor dem Munde mit dem der gegenüberliegenden Seite zu einem medianen unpaaren Kanal (Taf. 19 Fig. 51; Taf. 14 Fig. 15 *Inf.* *C*<sub>5</sub>), der nunmehr wieder nach vorn verläuft (Taf. 19 Fig. 50 *Inf.* *C*<sub>5</sub>), bis er sich kurz hinter den Nasenkapseln wieder zu gabeln beginnt (Taf. 14 Fig. 15 *Inf.* *C*<sub>6</sub>). Beide Äste wenden sich im Bereich der Nasenkapseln allmählich lateralwärts (Taf. 14 Fig. 12, 15; Taf. 19 Fig. 48—50 *Inf.* *C*<sub>7</sub>), bis sie etwa in dem Niveau des Vorderendes der Nasenkapseln, ventral vom seitlichen Längskanal des Rostrums, zu liegen kommen, eine Lage, die der Infraorbitalkanal bis an die Spitze des Rostrums beibehält (Taf. 18 Fig. 37—43 *Inf.* *C*<sub>6</sub>).

Der ventrale Teil des Infraorbitalkanals nimmt bei *Raja*, nach dem Übertritt auf die ventrale Seite (Taf. 17 Fig. 36 *Inf.* *C*<sub>2</sub>), zunächst den ventralen Supraorbitalkanal auf, um dann erst mit dem Hyomandibularkanal zu kommunizieren. Ähnlich scheint sich auch *Rhinobatus* zu verhalten, doch geht es nicht klar aus GARMAN'S Abbildung (1888 tab. 24) hervor; indessen glaube ich es aus seiner Beschreibung 1888 1889 entnehmen zu können. Auch der unpaare Mediankanal ist bei *Rhinobatus* noch kürzer als bei *Pristis*, während er bei *Raja* stark in die Quere gezogen ist.

Bezüglich der ausführenden Röhren ist zu bemerken, daß der dorsale Teil des Infraorbitalkanals vom hinteren Unterrande des Auges bis zu seinem Übertritt auf die ventrale Seite zahlreiche ausführende Röhren besitzt, die einen etwas gewundenen Verlauf haben und meist ventral und lateral am Seitenrande des Kopfes münden (Taf. 19 Fig. 52, 48). Im vorderen Teile dieses Abschnitts fand ich auch einige wenige Röhren, die einen dorsalen Verlauf nehmen (Taf. 19 Fig. 46 *Rö. S*).

Bei *Raja* hingegen zeigt auch der ventrale Teil des Infraorbitalkanals zahlreiche ausführende Röhren, sowohl in seinen



lateralen wie in seinen medialen Partien (EWART, 1895, p. 92, tab. 1 Ab 5). Sie fehlen hier nur im vorderen Teile des medialen Infr-orbitalkanals.

Bei *Rhinobatus* bildet GARMAN nur für den dorsalen Teil der suborbitalen Schleife, also den am ventralen Augenrande verlaufenden Teil, ausführende Röhren ab, so daß sich hierin *Rhinobatus* mehr *Pristis* nähert.

Was nun die Innervation dieser beiden Sinneskanäle sowie die des Rostrums anlangt, so wird sie besorgt von zwei großen Nervenstämmen, die hier, entsprechend den Größenverhältnissen des Rostrums, von bedeutendem Umfange sind. Ihre Fasern entstammen, wie EWART, 1895 und ALLIS, 1902 für andere Selachier gezeigt haben, den Ganglien des Facialis und Trigeminus. Insbesondere werden die Sinneskanäle und Ampullen nur von Facialis-ästen innerviert. Von diesem trigeminofacialen Ganglienkomplex wendet sich ein starker Nervenstamm, der Ramus ophthalmicus superficialis (Taf. 19 Fig. 52 *R. oph. sup.*), nach vorn und schräg nach oben: er wird zunächst begleitet von einem zweiten Nervenstamme, dem Ramus ophthalmicus profundus (*R. oph. prof.*), der jedenfalls nur Trigeminusfasern führt. In der vorderen Orbita werden beide zunächst auf eine kurze Strecke getrennt, dadurch daß der Musc. rectus superior und der M. r. internus zwischen beiden hindurchlaufen und noch weiter vorn der M. obliquus superior (Taf. 20 Fig. 56 *Musc. obl. sup.*). An dessen Vorderseite legen sich beide dicht aneinander (Taf. 19 Fig. 50 *R. oph. sup.*) und dringen nun gemeinsam in den Präorbitalkanal ein (Taf. 19 Fig. 48 *R. oph. sup.*, *R. oph. prof.*). In ihm und seiner ethmoidalen Fortsetzung laufen beide distalwärts, bis sich der Präorbital- und der Pränasalkanal zum Nervenkanal des Rostrums vereinigen (Taf. 19 Fig. 46 *R. oph. sup.* u. *prof.*). Schon während ihres Durchtrittes durch den Präorbitalkanal gehen die Fasern beider derartig enge Lagebeziehungen zueinander ein, daß ihre Fasern nicht mehr auseinander gehalten werden können. In dem Nervenkanal liegt der ophthalmicus-Komplex an der dorsalen Kanalwand und behält diese Lage bis an die Spitze des Rostrums bei (Taf. 18 Fig. 37—43 *R. oph.*), bleibt also stets getrennt vom Ramus buccalis, der an der ventralen Seite entlang läuft. Bei *Pr. cuspidatus* sind die Lagebeziehungen von superficialis und profundus zu den Trigenmuskeln dieselben, ebenso stimmt ihr Verlauf in der Ethmoidalregion und dem Rostrum mit dem von *Pr. perrotteti* überein (Taf. 20 Fig. 53—56). Sie liegen in

dem seitlich von der Präcranialhöhle gelegenen Kanalpaar, also dem Nervenkanal (*Cn*), der ja dem von *Pr. perrotteti* entspricht, während der für *Pr. cuspidatus* charakteristische vierte und fünfte Kanal (*C'amp*) keine großen Nervenstämme führt (Taf. 18 Fig. 41; Taf. 13 Fig. 1 *R. oph*). Die übrigen *Pristis*-Species schließen sich vollkommen den Verhältnissen von *Pr. perrotteti* an (Taf. 18 Fig. 40 *R. oph*).

Von Sinneskanälen innerviert der *R. ophth. superficialis* sowohl den dorsalen wie den ventralen Teil des Supraorbitalkanals. Bei dem von mir untersuchten *Pr. perrotteti*-Embryo erfolgt die Innervation in der Orbitalregion derart, daß die sich vom Hauptstamme loslösenden Ästchen den Knorpel des Orbitaldaches in den Foramina supra-orbitalia durchsetzen und dann ein oder mehrere Sinnesorgane des Supraorbitalkanals innervieren (Taf. 19 Fig. 51, 50 *g*). Ähnlich sind die Verhältnisse zunächst auch noch nach Eintritt des *R. ophthalmicus superficialis* in den Präorbitalkanal (Taf. 19 Fig. 485 *g*). Wie die Rekonstruktion (Taf. 14 Fig. 11) zeigt, tritt zunächst ein Ästchen (*a*) durch das dorsale Knorpeldach des Präorbitalkanals und innerviert 2 Sinnesorgane. Ein weiteres Ästchen (*b*), das ebenfalls durch ein besonderes Kanälchen den Präorbitalkanal verläßt, innerviert drei weitere Sinnesorgane. Dann folgen 3 Ästchen (*c, d, f*), die sich fast zusammen vom Hauptast losgelöst haben, jedoch die dorsale Knorpelwand in drei getrennten Kanälchen durchsetzen und vier weitere Sinnesorgane innervieren. Hier hat dann der Supraorbitalkanal die dorsale Lücke des Präorbitalkanals erreicht, deren Bedeutung ich oben besprochen habe. Durch diese Öffnung treten nun nacheinander 6 Ästchen aus (*f<sub>1</sub>—f<sub>6</sub>*), die etwa acht Sinnesorgane innervieren, die im wesentlichen dorsal über der Lücke liegen (Taf. 19 Fig. 47 *f*). An deren vorderem Ende beginnt nun der Nervenkanal durch die Vereinigung von Präorbital- und Pränasalkanal. Von jetzt ab haben wir auf dem Rostrum wieder dieselben Verhältnisse in der Innervation des dorsalen Präorbitalkanals wie hinter der Lücke: kleine Ästchen (*h<sub>1</sub>—h<sub>4</sub>*) lösen sich vom *R. ophth. superficialis* los und durchsetzen, dorsal und nach vorn gerichtet, die dorsale Knorpelwand des Nervenkanals, und zwar wird von jetzt ab im allgemeinen jedes Sinnesorgan von einem gesondert die Knorpelmasse durchsetzenden Ästchen innerviert (Taf. 18 Fig. 37—40, 42, 43 *h*). Derart sind die Verhältnisse bis an die Spitze des Rostrums. Eine Ausnahme macht nur das erste Ästchen vor der Lücke des Präorbitalkanals, das vier kurz hintereinanderliegende Organe innerviert (*g*). Wie sich aus der Rekonstruktionsabbildung erkennen läßt, sind die Sinnesorgane, die in der Orbital- und hinteren

Ethmoidalregion relativ dicht aufeinander folgen, auf dem eigentlichen Rostrum bedeutend weiter auseinander gerückt (Taf. 14 Fig. 11).

Von Rhinobatiden standen mir entsprechende Schnittserien nicht zur Verfügung, so daß ich über die Art der Innervation in diesem Falle keine Angaben machen kann. Dagegen findet bei *Raja*, wie EWART u. MITCHELL (1895) angeben und wie ich an eigenen Schnittserien nachprüfen konnte, die Innervation des cranialen Teiles derart statt, daß sowohl während des orbitalen Verlaufs wie auch während des Durchtritts durch den Präorbitalkanal Nervenästchen die dorsale Knorpelmasse durchsetzen (Taf. 17 Fig. 29 u. 30 *q*). Nach seinem Austritt aus dem Kanal liegt der R. ophth. superficialis in der Ethmoidalregion stets oberflächlich und außerhalb des knorpeligen Rostrums (Taf. 17 Fig. 32 *R. oph.*), meist direkt unter dem dorsalen Supraorbitalkanal, so daß die Nervenästchen direkt zum Sinneskanal gelangen können. Wir haben also bei *Pristis* gemäß der Weiterbildung und größeren Spezialisierung des vorderen Knorpelcraniums auch hinsichtlich der Innervation modifizierte Verhältnisse.

Die Innervation des ventralen Teiles des Supraorbitalkanals zeigt ein bedeutend komplizierteres Verhalten. Aus naheliegenden Gründen beginne ich die Beschreibung mit dem hintersten Abschnitte des Kanals, der, wie oben angeführt, in der hinteren Orbitalregion beginnt und bis zur zweiten, also der lateralen Schleife des Kanals reicht (Taf. 14 Fig. 15 *Supr. C<sub>5</sub>—Supr. C<sub>8</sub>*). Wie aus der Rekonstruktionsabbildung (Taf. 14 Fig. 11) zu sehen ist, tritt in der Gegend der hinteren Nasenkapsel (s. a. Taf. 19 Fig. 49 *i*) aus dem Präorbitalkanal ein starker Zweig des R. ophth. superficialis aus durch ein besonderes Foramen (*i*). Dieser Ast läuft lateralwärts und etwas dorsal über das Dach der Nasenkapsel und teilt sich hierbei in 4 größere Äste, die, sämtlich um die Nasenkapsel laufend, auf die ventrale Seite treten (*i<sub>1</sub>—i<sub>4</sub>*). Von diesen tritt der hinterste Ast (*i<sub>1</sub>*) am Vorderrande des Schädelflossenknorpels in diesen ein und durchsetzt ihn in einem nach hinten gerichteten Kanale, um dann auf der ventralen Oberfläche des Schädelflossenknorpels (Taf. 14 Fig. 12 *i<sub>1</sub>*) auszutreten. Mit seinem größten Teil behält der Nervenast nun seine alte Richtung bei und innerviert den hintersten Teil des ventralen Supraorbitalkanals. Nur ein kleines Ästchen läuft nach vorn und innerviert vier Organe des Sinneskanals bis etwa zum vorderen Ende des Schädelflossenknorpels. Die drei anderen Nervenäste (Taf. 14 Fig. 12 *i<sub>2</sub>, i<sub>3</sub>, i<sub>4</sub>*) laufen schon auf der dorsalen Seite nach vorn, treten dann am lateralen Rande der Nasenkapsel einzeln nacheinander plötzlich auf die ventrale



Seite und innervieren dann 5 resp. 4 resp. 3 Sinnesorgane des Supraorbitalkanals. Ein weiterer Zweig (Taf. 19 Fig. 17 *k*) verläßt den Präorbitalkanal bereits durch die Lücke des Präorbitalkanals und zwar in ihrer hintersten Ecke. Auf der linken Seite tritt auch dieser Nervenast durch ein besonderes Foramen aus dem Knorpeldach des Präorbitalkanals (Taf. 14 Fig. 11 *k*). Auch dieser Zweig läuft nach vorn und lateralwärts über die Nasenkapsel hin und teilt sich hierbei in drei Äste ( $k_1-k_3$ ), die ebenfalls nacheinander auf die ventrale Seite treten und dann in 5 resp. 2 resp. 3 Sinnesorganen des Supraorbitalkanals endigen (Taf. 14 Fig. 12  $k_1-k_3$ ). Die Organe, die von diesem Zweige innerviert werden, liegen bereits zum größten Teile vor der Nasenkapsel. Auch der dritte Zweig, der aus dem vorderen Drittel der Lücke des Präorbitalkanals austritt, läuft zunächst nach vorn und lateral auf den Nasenkapseln hin (Taf. 14 Fig. 11 *l*), teilt sich dann in zwei Äste ( $l_1$  u.  $l_2$ ), die nun direkt nach vorn verlaufen und dann in verhältnismäßig großer Entfernung von den Nasenkapseln allmählich auf die ventrale Seite treten und hier im Supraorbitalkanal bis zur zweiten Schleife in 2 resp. 5 Organen endigen (Taf. 14 Fig. 12  $l_1$  u.  $l_2$ ).

An der Stelle, wo sich der Knorpel der Nasenkapsel von der Seitenwand des Nervenkanals löst, findet sich im dorsalen Teile jener seitlichen Knorpelwand ein großes Foramen, das sich bei *Pr. perrotteti* mit der dorsalen Lücke des Präorbitalkanals vereinigt (Taf. 19 Fig. 45 *Lpr*\*). Durch dieses Foramen treten große Nervenmassen aus, die sich vom R. ophth. superficialis-profundus losgelöst haben (Taf. 14 Fig. 11 *Lpr*\*). Sie innervieren zum Teil das Gewebe der Oberfläche und zwar die lateralen Partien des Rostrums zwischen Nasenkapsel und hinterstem Zahnpaare, dann aber auch LORENZINI'sche Ampullen und Partien des ventralen Supraorbitalkanals. Es sind drei Nervenzweige, die für die Innervation des weiteren Verlaufs des Supraorbitalkanals in Betracht kommen. Der erste und zweite, die auf den Rekonstruktionsabbildungen (Taf. 14 Fig. 11 u. 12) mit *m* und *n* bezeichnet sind, laufen nach vorn, treten allmählich auf die ventrale Seite und innervieren den Teil des Supraorbitalkanals, der zwischen beiden Krümmungen gelegen ist (Taf. 14 Fig. 12 *Supr. C*<sub>4</sub> bis *Supr. C*<sub>3</sub>), mit Ausnahme des hintersten Teiles. Es werden 4 resp. 5 Sinnesorgane versorgt. Sehr merkwürdig verhält sich der dritte Ast (Taf. 14 Fig. 12, Taf. 19 Fig. 45 *o*), der ebenfalls durch das oben erwähnte Foramen austritt. Er gibt zunächst fünf kleine Ästchen ab, die auf die ventrale Seite treten. Von diesen

innervieren zwei den hintersten Teil des mittleren Supraorbitalkanals ( $o_1$ ,  $o_2$ ), zwei weitere die erste Schleife, und das fünfte Ästchen innerviert das hinterste Sinnesorgan im inneren Supraorbitalkanal. Der Hauptzweig dieses dritten Nervenstammes tritt nicht auf die ventrale Seite, läuft vielmehr ein Stück der seitlichen Knorpelwand des Nervenkanals entlang und tritt hier durch die Knorpelwand in den Nervenkanal wieder zurück (Taf. 18 Fig. 44; Taf. 14 Fig. 12  $o_3$ ) und lagert sich nahe dem R. ophth. superficialis-profundus. Hier teilt er sich dann nach und nach in 5 kleine Ästchen. Diese laufen im Nervenkanal nach vorn und unten, dringen durch die laterale Knorpelwand und innervieren dann in der Regel sofort oder nach einer Zweiteilung den inneren Teil des Supraorbitalkanals (Taf. 14 Fig. 12  $o_3'$ ,  $o_3''$  etc.). Diese Ästchen zeigen bereits Verhältnisse in der Art der Innervation des ventralen Supraorbitalkanals, wie sie für den übrigen Teil des Rostrums typisch sind: von dem an der dorsalen Wand des Nervenkanals gelegenen R. ophth. superficialis lösen sich Ästchen ab, laufen an der lateralen Wand des Kanals entlang und durchsetzen dann auf der ventralen Seite die Knorpelwand. Meist treten sie zusammen mit einem Ästchen des R. buccalis durch die Knorpelmasse nach außen (Taf. 18 Fig. 37, 38  $\mu$ ).

Was nun den Abstand der aufeinanderfolgenden Sinnesorgane anlangt, so liegen die Sinnesorgane relativ am dichtesten im lateralen Teile des Supraorbitalkanals und zwar im Bereich der Nasenkapseln, medial nach der zweiten Schleife hin werden die Abstände noch etwas größer, noch größer werden sie im mittleren Teile, bis sie dann im medialen Hauptteil, der ja allein bis an die Spitze des Rostrums sich erstreckt, am weitesten auseinander liegen. Dichter liegen sie nur an der ersten Schleife.

Bei *Raja* ist die Innervation des ventralen Supraorbitalkanals eine wesentlich andere. Nach EWART u. MITCHELL (1895, p. 91) erfolgt hier die Innervation derart, daß beim Durchtritt des R. ophth. superficialis durch die präorbitale Knorpelmasse dieser vor der Orbita einen breiten Ast abgibt, der sich auswärts und abwärts krümmt und den ventralen Teil des Supraorbitalkanals innerviert. In meinen Schnittserien zeigte sich, daß der R. ophth. superficialis, wie bereits oben erwähnt, nach seinem Durchtritt durch die präorbitale Scheidewand zunächst wieder in die Gehirnhöhle gelangt. Und hier in einer ventralen Rinne des Schädeldaches liegt er dorsal vom Übertritt des Lobus olfactorius in die Nasenkapsel, bleibt jedoch größtenteils durch die Gehirnhäute von der Cranialhöhle getrennt

(Taf. 17 Fig. 31 *R. oph.*). An dieser Stelle gibt er einen starken Ast ab, der zunächst lateralwärts und nach vorn im Innern der Nasenkapsel verläuft (Taf. 17 Fig. 31 *R. Eth.*) und schließlich am Vorderende der Nasenkapsel austritt, um sich hier erst zu verästeln und den gesamten ventralen Supraorbitalkanal zu innervieren (Taf. 17 Fig. 33 u. 34 *R. Eth.*). GEGENBAUR nennt diesen Ast *R. ethmoidalis* (1871, p. 46), im Anschluß an einen ähnlichen Ast bei den Haien, läßt es aber dahingestellt, ob dieser dem *R. ethmoidalis* der Rochen entspricht. (Auf diese Frage werde ich später zu sprechen kommen.) Interessante Vergleichspunkte würde hier das Verhalten von Rhinobatiden bieten; leider standen mir entsprechende Schnittserien nicht zur Verfügung.

Bei *Pristis* bleibt also, wie wir gesehen haben, der Präorbitalkanal stets getrennt von der Cranialhöhle und dem Lumen der Nasenkapsel. Es kann daher kein Übertritt des Ramus ethmoidalis in die Nasenkapsel stattfinden. Wenn GEGENBAUR (1872, p. 46) im Anschluß an *Rhynchobatus* sagt: „*Pristis* besitzt eine ähnliche, aber mehr medial als bei *Rhynchobatus* ausmündende Abzweigung“, so stimmt das insofern nicht, als bei *Pristis* die Ausmündung des Ethmoidalkanals überhaupt nicht auf der Nasenkapsel liegt. Auch auf seiner Abbildung (tab. 3 fig. 4 c') bezeichnet er eine andere Stelle als Austrittsöffnung des *R. ethmoidalis*, anscheinend die oben von mir erwähnte Lücke des Präorbitalkanaldaches. Jedenfalls hat die Untersuchung von *Pristis* gezeigt, daß der *R. ethmoidalis* hier in keiner Beziehung zur Nasenkapsel steht, daß er nicht als ein einziger Stamm durch die Lücke des Präorbitalkanals austritt, sondern in mehreren Ästen zum Teil durch getrennte Kanälchen, zum Teil durch die Präorbitallücke, zum Teil auch durch die Präorbitalkanalwand unmittelbar vor der Lostrennung der Nasenkapsel. Der größere rostrale Teil des ventralen Supraorbitalkanals bei *Pristis* wird durch kleine, je ein Sinnesorgan innervierende Ästchen versorgt, die einzeln auf der ventralen Seite des Nervenkanals austreten.

Ich komme nun zur Betrachtung der Innervation des Infrorbitalkanals. Von dem vorderen, ventralen Teile des trigemino-facialen Ganglienkomplexes (Taf. 19 Fig. 52 *R. Be.*) löst sich ein Hauptnervestamm, von dem sich bald 2 größere Nervenäste abtrennen, der Ramus maxillaris, der die Teile der Kiefermuskulatur versorgt, und der äußere Ast des *R. buccalis* (Taf. 19 Fig. 51 *R. Be.*), wie ihn EWART (1895) bei *Raja* genannt hat: im Gegensatz zu letzterem nennt er den noch übrig bleibenden Hauptstamm den inneren *R. buccalis* (*R. Be.*).



Innerer und äußerer Ast des *R. buccalis* innervieren zusammen den Infraorbitalkanal, dann aber auch LORENZINI'sche Ampullengruppen und das Gewebe der Oberfläche. Der äußere *R. buccalis* ist bei *Pristis* sehr klein im Verhältnis zum inneren. Tatsächlich reicht auch sein Innervationsgebiet nur bis zum vorderen Ende der Nasenkapsel. Er innerviert im wesentlichen nur die lateralen Teile des Infraorbitalkanals und die in diesem Gebiete liegenden Sinnesorgane. Bald nach seinem Loslösen vom inneren Hauptstamm wendet er sich sofort lateralwärts und teilt sich in drei Hauptteile (Taf. 19 Fig. 51 *R. Bc'*). Er sendet Äste nach hinten, die den dorsalen hinteren Teil des Kanals innervieren (Taf. 19 Fig. 52 *q*), von seinem Ursprung am Supraorbitalkanal bis zu seinem Verlauf ventral vom Auge. Die beiden medialen Äste (Taf. 19 Fig. 51 *r, s*) dringen dagegen teils innerhalb vom Schädelflossknorpel, teils durch denselben auf die ventrale Seite und innervieren hier neben größeren Ampullengruppen den ventralen, lateralen Teil des Infraorbitalkanals bis zu dem Punkte, wo er die Seitenkante des Craniums berührt (Taf. 19 Fig. 50 *Sk*; Taf. 14 Fig. 15 *Sk*). Ausgenommen hiervon ist der Teil, der der suborbitalen Schleife GARMAN's entspricht. Diese Partien werden vom 3. Ästchen (Taf. 19 Fig. 51 *q*) des äußeren *R. buccalis* innerviert, das auf der dorsalen Oberfläche des Schädelflossknorpels entlang läuft. Auch dieses Ästchen teilt sich: ein Teil läuft lateralwärts, um den dorsalen Teil der suborbitalen Schleife zu innervieren (Taf. 19 Fig. 48, 50; Taf. 14 Fig. 11 *q*<sub>1</sub>); der andere durchsetzt in mehreren Kanälchen den Schädelflossknorpel (Taf. 14 Fig. 11 u. 12; Taf. 19 Fig. 48 u. 49 *q*<sub>2</sub>) und innerviert die ventrale Partie der suborbitalen Schleife bis in die vordere Orbita. Zu bemerken ist, daß an der Übertrittsstelle der suborbitalen Schleife auf die ventrale Seite die Sinnesorgane bedeutend dichter liegen als an allen übrigen Stellen des Infraorbitalkanals (Taf. 14 Fig. 11 u. 12).

Der innere Ast des *R. buccalis* wendet sich vom trigemino-facialen Ganglienkomplex aus längs der lateralen Wand der Nasenkapsel ventralwärts (Taf. 19 Fig. 50, 51 *R. Bc*), tritt dann in den sekundären Pränasalkanal ein, in dem er nach vorn verläuft (Fig. 48 *R. Bc*). Nachdem sich Präorbitalkanal und Pränasalkanal zum Nervenkanal des Rostrums vereinigt haben, liegt der innere Ast des *R. buccalis* stets auf der ventralen Wand des Kanals (Taf. 19 Fig. 45 *R. Bc*). Er innerviert den Infraorbitalkanal von dem Punkte ab, wo dieser die laterale Kante der Knorpelkapsel berührt (Taf. 14 Fig. 15 *Sk—Inf. C*<sub>7</sub>), bis an die Spitze des Rostrums.

Die Versorgung dieses Teiles in der Ethmoidalregion findet so statt, daß, bevor der Nerv in den Pränasalkanal tritt, ein Ästchen den ventralen Knorpel durchsetzt und 4 Sinnesorgane innerviert (Taf. 14 Fig. 12 *t*). Die nächsten Ästchen treten bereits durch die oben erwähnte Lücke in der ventralen Wand des Pränasalkanals und innervieren etwa 7 Sinnesorgane ( $u_{1-7}$ ). Dann tritt ein einzelnes Ästchen durch die Knorpelmasse, die sich mittlerweile wieder geschlossen hat (*v*). Etwas weiter vorn vereinigen sich Präorbital- und Pränasalkanal, und die Innervation findet in der Weise statt, daß die Ästchen einzeln die ventrale Knorpelwand des Nervenkanals durchsetzen und je 1—2 Sinnesorgane innervieren. Wie auf der Rekonstruktionsabbildung (Taf. 14 Fig. 12 *x*) zu sehen ist, tritt eines von den Ästchen (*x*) des R. buccalis gemeinsam mit einem R. ophth. superficialis auf die ventrale Oberfläche. Dies ist auf dem eigentlichen Rostrum die Regel (Taf. 18 Fig. 39, 38, 37 *x'*). Im allgemeinen stimmt die Art der Innervation mit der bei *Raja* überein, nur daß das Innervationsgebiet des äußeren R. buccalis (*R. Bc'*) sich bei letzterer nur bis zu dem Punkte erstreckt, wo der Infrorbitalkanal sich nach hinten in den Hyomandibularkanal fortsetzt. Weiterhin dringt der äußere R. buccalis (*R. Bc'*) nicht in mehreren dorsoventral gerichteten Kanälchen auf die Vorder- und Ventralseite des Schädelflossenknorpels, sondern in einem einzigen fast horizontal verlaufenden weiten Kanale in der Nähe der Basis desselben (Taf. 17 Fig. 31 *n'*).

Bezüglich der LORENZINI'schen Ampullengruppen muß ich mich kurz fassen, da sie in ihrem Detail nicht besonders gut erhalten sind. Auch bei *Pristis* können wir im allgemeinen 3 große Ampullengruppen in der vorderen Kopfregeion unterscheiden. Die erste, als äußere Buccalisgruppe bezeichnete liegt an der ventralen Seite des Kopfes gerade unter dem Auge (Taf. 19 Fig. 51 *A. Bc. Gr*), ventral vom Schädelflossenknorpel und wird, wie bereits oben erwähnt, von Ästen der äußeren R. buccalis versorgt, die nach innen vom Schädelflossenknorpel oder durch denselben auf die ventrale Seite treten (*R. Bc'*). Bei *Raja* besitzt diese Ampullengruppe eine ganz abweichende Lage, insofern als sie vor den Schädelflossenknorpel gerückt ist und auf diese Art in die Rostralregion, also noch vor die Nasenkapseln, zu liegen kommt (Taf. 17 Fig. 33 *A. Bc. Gr*). Dementsprechend ist auch hier der äußere R. buccalis, der in einem einzigen Kanale den Schädelflossenknorpel durchsetzt, relativ stark und kommt dem inneren R. buccalis-Aste fast an Größe gleich (Taf. 17

Fig. 30, 29, 31 *R. Bc'*). Die innere buccale Ampullengruppe beginnt bereits im Gebiete der Nasenkapsel. Hier liegen ihre Organe zu beiden Seiten des Infraorbitalkanals ventral vom *R. buccalis*; in dem Gebiete unmittelbar vor der Nasenkapsel nimmt ihre Zahl bedeutend zu. Von dem hintersten Zahnpaare ab verteilen sie sich gleichmäßig in kleinen Gruppen über die ventrale Oberfläche des Rostrums zu beiden Seiten des Infraorbitalkanals (Taf. 18 Fig. 37, 38, 39 *En. Bc. Gr*). Die sie innervierenden Ästchen des *R. buccalis* treten meist zusammen mit denen für den Infraorbitalkanal nach außen. Die Ampullen der dorsalen Superficialisgruppe liegen bei *Pr. perrotteti* auf der dorsalen Oberfläche des Rostralknorpels, beiderseits vom *C. supraorbitalis*. Ähnliche Verhältnisse zeigen auch die 3 Species *pectinatus*, *zysron* (Taf. 18 Fig. 40 *En. Bc. Gr*) und *antiquorum*. Wie bereits oben erwähnt, unterscheidet sich *Pr. cuspidatus* von den genannten 3 Species dadurch, daß die rostralen Ampullen der inneren Buccalis- (Taf. 18 Fig. 41 *En. Bc. Gr*) und der Superficialisgruppe (*Tr' Gr*) in den für diese Art charakteristischen Ampullenkanal hineingerückt sind. Ihre ausführenden Röhren treten in regelmäßigen Foramina an der dorsalen und ventralen Seite des Kanals aus. Innerviert werden sie dadurch, daß vom Nervenkanal aus in queren Kanälchen (Taf. 18 Fig. 41 *ql*) die entsprechenden Nervenästchen durch die Scheidewand zwischen beiden durchtreten und so in den Ampullenkanal gelangen. Bei *Raja* beginnt die ventrale Ampullengruppe bereits im Bereich der Nasenkapsel (Taf. 17 Fig. 31 *En. Bc. Gr*) und liegt vor denselben zu beiden Seiten des ventralen Teiles des Rostrums (Taf. 17 Fig. 33, 34 *En. Bc. Gr*). Die dorsale Superficialisgruppe findet sich bei allen Species der Gattung *Pristis* mit Ausnahme von *Pr. cuspidatus* erst vor der Nasenkapsel und liegt hier an der dorsalen Oberfläche des Rostrums (Taf. 18 Fig. 37, 38, 39, 40, 42 *Tr' Gr*). Superficialis- und äußere buccale Ampullengruppe verschmelzen dagegen bei *Raja* miteinander und bilden eine einzige große Ampullengruppe längs der Seitenwand des Rostrums (Taf. 17 Fig. 34 *Tr' Gr*).

## II. Teil.

### Das Neurocranium von *Pristiophorus*.

Die *Pristiophorus*-Literatur ist sehr gering. Abgesehen von Bemerkungen und Notizen systematischer Natur, wie sie sich in Lehrbüchern und systematischen Sammelwerken finden, kommt



hier zunächst eine Arbeit von HASSWELL (1884) in Betracht. Dieser erwähnt in einem kurzen Abschnitt über das Skelet von *Pristiophorus*, der allgemeine Bau des Schädels ähnele dem von *Heterodontus*. Wichtig ist, daß er bereits auf die Ähnlichkeit des Hyomandibulargelenkes mit dem der Rochen hinweist. Weit ausführlicher hat sich dann JAEKEL in zwei Arbeiten mit der Kopfanatomie von *Pristiophorus* befaßt. Die zweite 1891 publizierte Arbeit ist im wesentlichen ein Wiederabdruck der ersten (1890) und bringt nur noch als Ergänzung im Anschluß an die Beschreibung der fossilen Arten GÜNTHER'S (1872) Systematik der rezenten Formen. In seinen Arbeiten glaubt JAEKEL an der Hand seines trockenen Materials nachweisen zu können, *Pristiophorus* sei ein typischer Spinacide. Maßgebend sei für seine Ansicht die Lage der Nervenforamina in der Orbitalregion, der Bau des Schultergürtels und der paarigen Flossen, die Verkalkung der Wirbel und weiterhin die Mikrostruktur der Zähne. Infolgedessen kommt er zu dem Schlusse, die Bildung des Rostrums von *Pristis* und *Pristiophorus* und dementsprechend auch die des Hinterhauptsgelenkes seien Konvergenzerscheinungen. Das Hinterhauptsgelenk sei bei beiden Gattungen unabhängig entstanden in Zusammenhang mit der Rostralbildung.

---

Nach dem Vorgange GEGENBAUR'S unterscheide ich vier Abschnitte des Neurocraniums, die Ethmoidal-, Orbital-, Labyrinth- und Occipitalregion und beginne mit der letzteren.

Die vordere Grenze der Occipitalregion bildet das Foramen n. vagi (Taf. 15 Fig. 20 *Ig*); diese ist daher relativ kurz. An ihrem hinteren Ende liegt das Foramen magnum (Taf. 16 Fig. 28 *fo*). Dieses liegt bei *Pristiophorus* in einer fast vertikalen Ebene, so daß es von oben kaum sichtbar ist (Taf. 15 Fig. 19). Hierin weicht *Pristiophorus* von zahlreichen Haien und Rochen ab, bei denen das genannte Loch schräg nach hinten und oben sieht (GEGENBAUR, 1872, p. 31).

Interessant und in der Literatur bereits beschrieben (JAEKEL, 1890, p. 31) ist die Verbindung des Schädels mit der Wirbelsäule. Jederseits vom Foramen magnum findet sich ein starker Fortsatz, dessen hintere Partie dorsoventral in die Länge gezogen ist (Taf. 16 Fig. 28 *oc*) und einen halbmondförmigen Gelenkkopf zu beiden Seiten des Foramens bildet, an dem der erste Wirbel mit seinem Querfortsatze articuliert. An der ventralen Seite stoßen die beiden Condyli nicht zusammen, wie ich an dem von mir präparierten Schädel von

*Pristiophorus japonicus* feststellen konnte; allerdings nähern sie sich einander etwas, lassen jedoch ein relativ großes Stück der Schädelbasis zwischen sich, wie die Abbildung (Taf. 16 Fig. 28) zeigt. Im Widerspruch hierzu steht die Angabe JAEKEL'S (1891, p. 28), „die Condylen stiessen auf der ventralen Seite fast zusammen“; doch ist es natürlich nicht ganz auszuschließen, daß dieser Unterschied auf Artverschiedenheit beruht. Dorsal sind die beiden Gelenkfortsätze weit voneinander getrennt, weichen sogar nach oben etwas auseinander.

Wenn man diesen Befund mit dem Verhalten der übrigen Selachier vergleicht, so zeigt sich, daß jene Condylen den Fortsätzen der Spinaciden, wie *Acanthias*, *Centrophorus*, *Scymnus*, entsprechen (GEGENBAUR, 1872, p. 31), doch finden wir bei letzteren an dieser Stelle kein Gelenk ausgebildet. Der Fortsatz findet sich vielmehr hier an der Hinterfläche der Basis cranii einem vom vordersten Wirbel ausgehenden Fortsatz angelagert und hängt mit ihm durch Bindegewebe zusammen (GEGENBAUR, 1872, tab. 7 op). Bei den Rochen dagegen sind diese Lateralfortsätze stärker entwickelt und bilden Gelenkköpfe, die in den verschiedenen Gruppen der Rochen sehr verschieden ausgebildet sind. Sieht man von solchen sekundären Differenzierungen ab, so wird man sagen können, daß sich *Pristiophorus* in diesem Punkte enger an die Rochen anschließt als an die Spinaciden, da jene einfachen Fortsätze der Squaliden bei *Pristiophorus* ebenso wie bei den Rochen zu Condylen des Hinterhauptgelenkes weitergebildet sind. Die weitere Frage, ob und inwieweit die Hinterhauptsgelenkbildungen bei Pristiden und Pristiophoriden als Konvergenzen aufzufassen sind, wie JAEKEL will, werde ich im allgemeinen Teil dieser Schrift erörtern.

Mit der Differenzierung des Hinterhauptsgelenkes hat sich natürlich entsprechend auch der vordere Teil der Wirbelsäule bei *Pristiophorus* umgebildet. Die 5 vorderen Wirbel sind sehr verkürzt, ihre Wirbelkörper klein und die Chorda stark reduziert. Dagegen zeigen ihre Querfortsätze, besonders in dorsaler Richtung, eine bedeutend stärkere Entwicklung und Ausdehnung, und die des vordersten Wirbels geben die Gelenkflächen für die Condylen ab. Der Wirbelkörper des vordersten Wirbels zeigt hier an seiner Vorderseite eine konvexe Vorwölbung, mit der er zwischen den Hinterhauptscondylen nach vorn vorragt und in einen Ausschnitt der Schädelbasis sich einfügt.

Eine ähnliche Beschaffenheit zeigen die vordersten Wirbel der

Spinaciden nicht (vgl. auch GEGENBAUR, 1872, p. 30). Dagegen treten wiederum bei den Rhinoraji derartige Gestaltungen auf; so fand ich bei *Raja oxyrhyncha* und den Rhinobatiden (Taf. 21 Fig. 60, 61 u. 63), ebenso auch an einem Skelet von *Raja clavata*, die Querfortsätze des vordersten Wirbels zu Gelenkflächen für die Condyli umgebildet und kräftig entwickelt, die Einbuchtung der Schädelbasis und auch den in sie eingreifenden medianen Fortsatz des vordersten Wirbelkörpers deutlich ausgebildet und schließlich noch eine größere Anzahl der folgenden Wirbel als bei *Pristiophorus* in der oben beschriebenen Weise modifiziert. Außerdem sind bei den Rochen die vordersten Wirbel durch eine zusammenhängende Knorpelmasse fest verbunden. Auch die Pristiden (Taf. 21 Fig. 63) zeigen Chorda und Wirbelkörper der vorderen Wirbel stark rückgebildet. Ebenso werden die Gelenkflächen für die Condyli von den Querfortsätzen der Wirbel gebildet. Doch nehmen bereits vom 3. oder 4. Wirbel ab die Querfortsätze ihre normale Gestalt an, und die erwähnte knorpelige Verbindung erstreckt sich hier nur auf die 4 vordersten Wirbel. Demnach haben wir also bei *Pristiophorus* dieselben Umbildungen des vorderen Teiles der Wirbelsäule, wie sie die Rhinoraji zeigen, nur daß es hier nicht zu einer knorpeligen Verschmelzung der vordersten Wirbel gekommen ist.

Auch in anderen Teilen der Occipitalregion zeigt *Pristiophorus* manches Übereinstimmende mit den Rochen. So fehlt auf der dorsalen Seite eine mediane Leiste, die Crista occipitalis (Taf. 15 Fig. 19. Taf. 16 Fig. 28 Co), die sich bei Haien von der Parietalgrube aus nach hinten erstreckt und in den Dornfortsätzen der oberen Bogen der Wirbelsäule ihre Fortsetzung findet (GEGENBAUR, 1872, p. 33). Sie tritt nicht nur bei den primitiveren Notidaniden auf, sondern auch bei *Somniosus*, *Centrophorus* und *Acanthias*; bei den Rochen dagegen fehlt jede Spur derselben.

Wie schon GEGENBAUR (1872) und dann vor allem M. FÜRBRINGER (1897, p. 359) gezeigt haben, nimmt bereits in der Reihe der Haie die Zahl der spino-occipitalen Nerven ständig ab: *Heptanchus* besitzt deren 2–5, *Centrophorus* 2–3, *Scymnus* 2, und auch für *Acanthias* hat FÜRBRINGER (1897, p. 359) 2 spino-occipitale Nerven nachgewiesen. Dagegen konnte ich an Schnittserien des Embryos von *Pristiophorus nudipinnis* nur ein inneres Kanälchen feststellen, durch das ein Nervenstrang von der Cranialhöhle aus in den Vaguskanal tritt, kurz bevor dieser an der äußeren Oberfläche ausmündet. Dieses Nervenstämmchen dürfte als der letzte Rest der bei den Haien vor-



handenen spino-occipitalen Nerven FÜRBRINGER's aufzufassen sein. Bemerkenswert ist, daß auch bei den Rochen entweder nur ein einziger derartiger Nerv vorhanden ist (*Rhinobatiden*, *Pristis*, *Trygon*) oder daß auch dieser letzte fehlen kann (*Raja*, *Torpedo*).

Die äußere Öffnung des Vaguskanals liegt bei *Pristiophorus* am unteren Seitenrande des Condylus (Taf. 15 Fig. 20; Taf. 16 Fig. 28 *Vg*; Taf. 24 Fig. 80 *Vg*) und ist relativ weit. Der Kanal selbst besitzt eine bedeutende Länge und verläuft, entsprechend der Richtung seiner äußeren Öffnung, schräg nach hinten und außen. Seine innere Öffnung (Taf. 24 Fig. 78 *Vg*) liegt fast in gleicher Höhe mit dem hinteren Bogengange und vor dessen unterem Ende. Bei *Hexanchus* findet sich die äußere Öffnung des Kanals eine große Strecke vom Foramen occipitale entfernt, bei *Heptanchus* und weiterhin bei *Centrophorus* und *Acanthias* ist die Entfernung kleiner geworden. Die Rochen zeigen auch in diesem Punkte abweichende Verhältnisse insofern, als die äußere Ausmündung des Vaguskanals bei *Raja* an der lateralen Seite des Restes des „Occipitalfortsatzes“ zu finden ist, der nicht in die Condylusbildung übergegangen ist, und bei *Torpedo* und *Pristis* ist die genannte Öffnung unmittelbar am Condylus gelagert. Wie man sieht, schließt sich *Pristiophorus* auch in dieser Hinsicht durchaus den Rochen an.

Einen weiteren, für die übrigen Selachier bereits von GEGENBAUR beschriebenen Kanal fand ich auch bei *Pristiophorus*. Seine äußere Mündung liegt dorsal und etwas nach vorn von der Austrittsstelle des Vagus, etwa da, wo der „Gelenkfortsatz“ in die occipitale Knorpelmasse übergeht, vom Vagus- und Glossopharyngeusaustritt gleichweit entfernt (Taf. 15 Fig. 20, Taf. 16 Fig. 28 *V.cr.p*). Der Kanal selbst liegt hinter dem hinteren Bogengange und führt schräg nach hinten, oben und außen. Mit seiner inneren Öffnung beginnt er im Vaguskanal, kurz nachdem dieser von der Schädelhöhle aus in die laterale Knorpelmasse eingetreten ist (Taf. 24 Fig. 78 *V.cr.p*). In dem Kanal verläuft kein Nerv, sondern eine Vene. Sie ist von GEGENBAUR (1872, p. 35) bei anderen Selachiern als primitive Jugularvene angesprochen worden. Meiner Ansicht nach dürfte sie jedoch als Vena cerebralis posterior aufzufassen sein, die aus den hinteren Partien des Gehirns das Blut in die Jugularvene führt (Taf. 24 Fig. 79 *V.cr.p*). Letztere läuft im Gegensatz zu GEGENBAUR's Annahme außen an der knorpeligen Seitenwand der Occipital- und Labyrinthregion entlang (Taf. 24 Fig. 77—80 *V.jug*). Bei den verschiedenen Haien ist die äußere Mündung und der Verlauf des Kanals

meist recht verschieden von dem Zustande, wie ihn *Pristiophorus* darbietet (vgl. auch GEGENBAUR, 1872, p. 35). Weitgehende Ähnlichkeit findet sich dagegen wieder mit den Rochen, und speziell mit *Raja*, wo die äußere Mündung dieses Venenkanals seitwärts gerichtet ist, über der des Vagus liegt und von dieser sowie dem Glosso-pharyngeusaustritt gleichweit entfernt ist. Auch hier öffnet sich genau wie bei *Pristiophorus* die innere Mündung in den Vaguskanal.

### Die Labyrinthregion.

Die vordere Grenze der Labyrinthregion bildet die Austrittsstelle des Facialis (Taf. 15 Fig. 20 *Fa*). In der Hauptsache ist sie charakterisiert durch das ihr eingelagerte Labyrinth. Die vorderen und hinteren Bogen desselben bilden bei *Pristiophorus* auf dem Schädeldach zwei relativ flache nach außen und vorn resp. hinten gerichtete Wülste, die unter stumpfem Winkel aufeinander treffen (Taf. 15 Fig. 19  $\alpha$ ,  $\beta$ ). Auch der äußere horizontale Bogengang ist an der Seitenwand, wenn auch nicht allzu deutlich, als Vorwölbung sichtbar (Taf. 15 Fig. 20  $\gamma$ ). Bemerken möchte ich an dieser Stelle, daß dann, wenn der Knorpel etwas geschrumpft ist, also besonders bei trockenem Material, die Vorwölbungen stärker hervortreten, was leicht zu falschen oder ungenauen Deutungen Anlaß geben kann. Das Vestibulum ist an dem frisch präparierten Schädel nur am Seitenrande als flache Wulstung sichtbar, die durch eine seichte Furche von der des äußeren Bogenganges abgesetzt ist (Taf. 15 Fig. 20 *Vp*). Auf der ventralen Seite des Schädels treten Teile des Gehörorgans als Protuberanzen nicht hervor; die Basis der Labyrinthregion bildet mit der der Occipitalregion eine Ebene, die Basis cranii (Taf. 15 Fig. 18 *Bp*).

Das Hyomandibulargelenk ist, wie schon HASSWELL (1884, p. 98) hervorhebt, durch seine quere Lage ausgezeichnet. Es ist hier ventral an den Seitenrand des Schädels gerückt. Die Seitenwand des Craniums zeigt hier bereits einen ähnlichen Vorsprung (Taf. 15 Fig. 20, Taf. 15 Fig. 18 *Vh*) wie bei den Rochen, nur daß dieser bei *Pristiophorus* nur am Hinterrande stark abgesetzt ist, während seine vordere Seite langsam in den Seitenrand der Basis übergeht, jedoch an der Übergangsstelle durch einen kleinen, aber deutlichen Höcker abgegrenzt ist (Taf. 15 Fig. 18 *Vh*), der zugleich die vordere Grenze des Hyomandibulargelenkes bildet. Der ventrale Rand des letzteren fällt mit der Seitenkante der Schädelbasis zusammen und bildet eine verhältnismäßig schwach abgesetzte Leiste. Etwa in der

Mitte des oberen Gelenkrandes findet sich ein besonderer Fortsatz (Taf. 15 Fig. 20 *gf*), auf dessen Hinterseite die Mündung des Glossopharyngeuskanals (*Gp*) gelegen ist. Dieser Fortsatz entspricht dem Gelenkfortsatz (*gf*) der Haie, ich will ihn daher in den weiteren Ausführungen als „Haifortsatz“ bezeichnen (vgl. GEGENBAUR, 1872), dagegen der gesamte Vorsprung (*Vh*), der nach•vorn durch den oben erwähnten Höcker abgegrenzt ist, dem Gelenkfortsatz der Rochen, speziell dem der Rhinobatiden und Rajiden. Diesen habe ich im Folgenden „Rochenvorsprung“ genannt. Das Gelenk selbst ist bei *Pristiophorus* stark in die Quere gezogen. Dadurch, daß von oben der „Haifortsatz“ (*gf*) sich etwas in die Gelenkfläche einsenkt, ist es zur Ausbildung zweier Gelenkpfannen gekommen, einer hinteren (*g*<sub>1</sub>) und einer vorderen (*g*<sub>2</sub>), die zwar noch nicht sehr tief, aber recht deutlich erkennbar sind (Taf. 15 Fig. 20). Der Gelenkpfanne entsprechend ist auch der Gelenkkopf des Hyomandibulares modifiziert. Er ist ebenfalls dorsoventral stark verflacht und in horizontaler Richtung in die Länge gezogen. Er besitzt zwei Vorsprünge, die die beiden Gelenkköpfe für die zwei Pfannen abgeben. Zwischen beiden findet sich auf dem Hyomandibular eine flache Mulde, in die der Gelenkfortsatz (*gf*) (Haifortsatz) des Craniums hineinpaßt. Das Hyomandibulare selbst ist fast horizontal schräg nach hinten und außen gerichtet.

Bei den Haien und speziell bei *Acanthias* und *Centrophorus* findet sich nur eine einzige Gelenkpfanne, an deren hinterem dorsalem Rande der „Haifortsatz“ (*gf*) liegt (GEGENBAUR, 1872, tab. 2 *gf*). Bei den meisten Rhinoraji dagegen ist das Gelenk für das Hyomandibulare auf einem oben bereits erwähnten „Rochenvorsprung“ (*Vh*) angebracht und besonders bei den primitiveren Formen in horizontaler Richtung in die Länge gezogen und in zwei Gelenkpfannen geteilt. Bei *Raja* kommt noch eine Spange hinzu (GEGENBAUR, 1872, tab. 3 fig. 2, tab. 14 fig. 4 *sp*), die sich vom hinteren oberen Rande des Hyomandibulargelenkes zum hinteren oberen Teile des Labyrinths erstreckt. In geringerem Umfange ist diese Spange bei den Rhinobatiden ausgebildet (GEGENBAUR, 1872).

Aus dieser Betrachtung geht nun hervor, daß der „Haifortsatz“ (*gf*), der auch bei *Pristiophorus* in einer charakteristischen Lagebeziehung vorhanden ist und an seinem Hinterrande die Austrittsöffnung des Glossopharyngeus (*Gp*) trägt, bei den Rhinoraji rückgebildet und vollständig in den „Rochenvorsprung“ (*Vh*) des Hyomandibulargelenkes übergegangen ist, so daß hier die Mündung des



Glossopharyngeus auf der Hinterseite des letzteren liegt. Das seitliche Vorragen des „Rochenvorsprunges“ (*Ih*) nach hinten, seine Lage am ventralen Seitenrande sowie die Verlängerung des Gelenkes in horizontaler Richtung, seine Teilung in zwei Abschnitte, also zwei Gelenkpfannen für zwei Gelenkköpfe des Hyomandibulares, Zustände, die schon bei *Pristiophorus* in allen wesentlichen Punkten ausgebildet sind, haben sich bei *Rhynchobatus*, *Rhinobatus*, *Pristis*, *Raja* (Taf. 21 Fig. 60—63) weiter entwickelt und in spezifischer Weise modifiziert (vgl. auch GEGENBAUR, 1872). So weicht *Pristiophorus* hier schon vollkommen von dem typischen Verhalten der Haie ab und bildet den Ausgangspunkt eines Zustandes, wie er für die rostrumtragenden Rochen, die Rhinoraji, charakteristisch ist.

Die äußere Öffnung des Glossopharyngeuskanals (Taf. 15 Fig. 20 *Gp*) befindet sich bei *Pristiophorus* am Hinterende des Haifortsatzes (*gf*), der wiederum auf dem Vorsprung des Hyomandibulargelenkes (*Ih*) liegt. Das Loch ist schräg nach außen und oben gerichtet. Der Verlauf des Kanals in der Knorpelwand stimmt im wesentlichen mit dem der höher differenzierten Haie, wie *Acanthias*, und den mit ihnen in diesem Punkte ähnliche Verhältnisse aufweisenden Rochen überein. Auf einem Querschnitt (Taf. 24 Fig. 77 *Gp*) ist zu sehen, wie bei *Pristiophorus* der Nerv durch einen seinem Volumen entsprechenden Kanal in das Vestibulum in lateraler Richtung eintritt. Von hier aus läuft er nun durch einen bedeutend weiteren Kanal, der nach GEGENBAUR als Lymphkanal zu deuten ist, schräg nach hinten und aufwärts an die äußere Oberfläche der Seitenwand des Schädels (Taf. 24 Fig. 78 u. 79 *Gp*). Auch bei *Pristiophorus* liegt in der hinteren Erweiterung des Kanals das Ganglion petrosum. In dem zweiten äußeren Teile des Kanals, zwischen Vorhof und äußerer Oberfläche, fand ich auf den Schnitten ein kleines Kanälchen, anscheinend ein Lymphkanälchen, in dorsaler Richtung abgehend, dessen äußere Öffnung ich auch an dem präparierten Cranium von *Pristiophorus japonicus* feststellen konnte, und zwar auf der dorsalen Seite des Haifortsatzes (Taf. 24 Fig. 78 *Ly*). Ein ähnliches Kanälchen, jedoch auf der ventralen Seite des Glossopharyngeuskanals, erwähnt GEGENBAUR bei *Heptanchus* und *Hexanchus*. Ob ein derartiger Lymphkanal auch bei Rochen und Spinaciden vorhanden ist, konnte ich mangels geeigneter Schnittserien nicht feststellen.

Ein interessantes Verhalten zeigt hier der Facialis und sein Ramus palatinus. Seine äußere Austrittsöffnung liegt direkt hinter der Trigeminiöffnung, von dieser durch eine breitere Knorpelspange

getrennt (Taf. 15 Fig. 20 *Fa*). Er verläuft von der Cranialhöhle aus schräg nach hinten und außen. Der Hauptstamm behält diese Richtung auch nach seinem Austritt auf die Seitenwand des Craniums, in einer nach hinten allmählich flacher werdenden Rinne, bei (Taf. 15 Fig. 20 *Rif*), während ein starker Ast, den er sofort nach seinem Hervortreten aus dem Knorpelcranium abgibt, direkt seitwärts nach außen und ventralwärts verläuft. An seiner Hinterseite wird dieser Ast, der Ramus palatinus, von dem Hauptstamme des Facialis durch einen ventralen und einen dorsalen Knorpelhöcker getrennt (Taf. 15 Fig. 20 *f*, Taf. 24 Fig. 76 *f*), die an dieser Stelle die vorher erwähnte Rinne des Facialis teilweise überdachen. Das Wesen jener Fortsätze (*f*) wird aufgeklärt durch ihre Beziehung zu ähnlichen Bildungen bei anderen Selachiern. Bei sämtlichen Haien, insbesondere bei *Acanthias*, *Centrophorus*, *Scymnus*, liegt jene Abzweigung des R. palatinus vom Facialis sowie überhaupt ein größeres Stück ihres nun getrennten Verlaufes in der knorpeligen Schädelwand. Dementsprechend treten hier beide durch zwei getrennte und ein ziemliches Stück voneinander entfernt liegende Foramina nach außen (GEGENBAUR, 1872, p. 45; vgl. auch daselbst tab. 1 fig. 3 u. 4, tab. 17 *fa*). Bei *Rhynchobatus* (GEGENBAUR, tab. 3 fig. 1) wird die Austrittsöffnung der Facialis von einer Knorpelspange überdeckt, vor dieser tritt der Ramus palatinus aus, hinter ihr der Facialis. Dieser Zustand ist nun nach GEGENBAUR (1872, p. 49) von dem oben für die Haie angegebenen abzuleiten. Denn „denkt man sich nämlich die dort als Hiatus bezeichnete Öffnung [= Austrittsstelle des Ramus palatinus] bedeutend vergrößert, und ebenso die eigentliche Endöffnung des Facialis-Canals erweitert, so wird der zwischen beiden Öffnungen liegende Knorpel, der einen Theil der lateralen Wand des Facialis-Canals ausmachte, spangenförmig gestaltet erscheinen. Unter der Spange wird sich ein Raum finden, in den nunmehr der Facialis-Canal sich öffnet, und dieser Raum war vorher nichts anderes als das jenseits des Hiatus gelegene Endstück des ursprünglichen Facialis-Canals selbst. Mit Beziehung auf *Scymnus* und *Acanthias* ist also die hinter der besagten Knorpelspange liegende Öffnung jene, durch welche der Stamm des Facialis tritt: die Endöffnung des Facialis-Canals; die vor der Spange befindliche Öffnung, durch welche der R. palatinus tritt, ist der Hiatus. Die ganze Bildung beruht also auf einer Umgestaltung oder Vergrößerung des Endabschnittes des Facialis-Canals.“

Wenden wir das nun auf *Pristiophorus* an, so liegen bei diesem die Dinge folgendermaßen. Die schmale Knorpelspange der Rhino-

batiden hat sich hier noch weiter rückgebildet und besteht nur noch aus einem dorsalen und ventralen Knorpelhöcker (*f*); vor beiden zweigt der Ramus palatinus ab, hinter ihnen verläuft der Stamm des Facialis. Die beiden Höcker (*f*) von *Pristiophorus* zusammen entsprechen also der Knorpelspange (*f*) von *Rhynchobatus*. *Pristis* und *Trygon* zeigen diese Knorpelspange ebenfalls, dagegen ist sie bei *Raja* ganz rückgebildet, so daß hier Palatinus- und Facialisöffnung zusammenfallen, ihre Austrittsstellen ein einziges Foramen bilden. Diese Erörterung dürfte gezeigt haben, daß auch in dieser Hinsicht *Pristiophorus* sich enger an die Rochen und speziell an die Rhinobatiden anlehnt als an die Spinaciden. Hier ist er in der eingeschlagenen Richtung über den bei den Rhinobatiden angetroffenen Zustand noch etwas hinausgegangen.

Die vordere obere Grenze der Labyrinthregion bildet die Parietalgrube (Taf. 15 Fig. 19 *Pg*). Sie liegt an der Stelle, wo der vordere und der hintere Bogengang des Labyrinths zusammenstoßen. In ihrem hinteren Teile ist sie bedeutend enger und tiefer, nach vorn erweitert und verflacht sie sich. In ihrem Grunde liegen jederseits die beiden Parietallöcher. Bei den Rochen hat sich die Parietalgrube in weitgehendem Maße verflacht, zugleich sind die Foramina weiter auseinandergerückt und kommen direkt auf das Dach des Craniums zu liegen (GEGENBAUR, 1872, tab. 4 fig. 2, tab. 13 fig. 1). In dieser Hinsicht zeigt *Pristiophorus* noch das primitive Verhalten der Haie, wie es für Squaliden und Galeiden typisch ist.

### Die Orbitalregion.

Die hintere Grenze der Orbitalregion bildet der Postorbitalfortsatz. Er liegt bei *Pristiophorus* dorsal vom hinteren Rande des Trigeminiusloches (Taf. 15 Fig. 20, 19, 18 *Po*) als ein Vorsprung von nur geringer Größe. Er hat die Gestalt einer dreiseitigen Pyramide. Die drei Seitenflächen sind nach dem Dache des Craniums, der Orbital- und Labyrinthregion hin gerichtet. Nach vorn läuft er in das Orbitaldach aus (*Od*). Er zeigt in der Reihe der Selachier eine fortschreitende Reduktion, nachdem er von den Notidaniden ab seine eigentliche Funktion als Aufhängeapparat des Palatoquadratum aufgegeben hat (vgl. GEGENBAUR, 1872, p. 53). Diese Rückbildung ist bei *Centrophorus*, *Seymour*, *Acanthias* schon bemerkbar, bei *Pristiophorus* dann weiter vorgeschritten, und schließlich ist dieser Vorsprung bei den Rochen nur noch als schwacher Fortsatz vorhanden, bei *Raja* als leichter Vorsprung, bei *Trygon*



und *Myliobates* nur als schwache Knorpellamelle, während er bei *Rhynchobatus*, *Pristis* (Taf. 16 Fig. 22 *Po*) und den Torpediniden kaum angedeutet ist (vgl. GEGENBAUR, 1872, tab. 7, 9, 13). Aus diesem Grunde dürfte auch der Grad seiner Reduktion bei *Pristiophorus* von einiger Bedeutung sein für die Stellung dieses Tieres in der Reihe der Selachier.

Von dem Postorbitalfortsatz erstreckt sich das Orbitaldach in konkavem Bogen nach vorn (Taf. 15 Fig. 19, 20 *Od*), wo es an dem hinteren oberen Rande der Nasenkapsel in eine schwache Leiste übergeht. Wie ein Querschnitt durch die Orbitalregion zeigt (Taf. 23 Fig. 70, 71 *Od*), geht das Dach auf seiner Unterseite allmählich in die Seitenwand des Craniums über. Hinsichtlich der Ausdehnung des Daches über die Orbita schließt sich *Pristiophorus* am nächsten an *Centrophorus* und *Acanthias* an und dann an *Raja*. Von ersteren unterscheidet er sich dadurch, daß eine aufwärts umgekrempelte Dachlamelle hier nur ähnlich wie bei *Raja* angedeutet ist. Ein Präorbitalvorsprung am vorderen Ende des Daches, wie er sich bei zahlreichen Haien findet (GEGENBAUR, 1872, tab. 7 fig. 4 u. 5, tab. 8 fig. 1 *Pr*), fehlt bei *Pristiophorus* und auch bei den Rochen.

Bei den Notidaniden besitzt die ventrale Seite des Schädels in der vorderen Orbitalregion einen konkaven Ausschnitt, der nach vorn aufwärts zur Ethmoidalregion emporsteigt, nach hinten steil abfällt. Die Basis des Schädels liegt hier also nicht in einer Ebene (vgl. GEGENBAUR, 1872, tab. 1 u. 2), wir haben es vielmehr in der Orbitalregion mit zwei getrennten Abschnitten zu tun. Der hintere, der die Basis der Labyrinthregion fortsetzt, endet vorn mit einem bedeutenden Vorsprung, der Basalecke. Jene Partie entwickelt sich eben noch aus den Parachordalia. In der Cranialhöhle tritt jene Grenze ebenfalls deutlich hervor; hier liegt nach innen von der Basalecke die Sattellehne. Sie kommt nach SEWERTZOW (vgl. GAUPP, 1905, p. 643) dadurch zustande, daß der vordere Rand der parachordalen Basalplatte über die Anlagerungsstelle des prächordalen Bodens vorspringt. Der vordere Abschnitt der Orbitabasis steigt nun von diesem Punkte bogenförmig empor und bildet hier eine Incisur, deren Winkel bei *Heptanchus*  $115^{\circ}$  beträgt; bei *Acanthias* und den anderen Squaliden hat der Winkel an Größe zugenommen, gleichwohl ist aber auch hier die Basalecke deutlich ausgeprägt. Anders liegen die Verhältnisse bei *Pristiophorus*. Wie die Abbildungen (Taf. 15 Fig. 18 u. 20 *Bp*) erkennen lassen, fehlt hier die erwähnte Incisur und ebenso die Basalecke vollständig. Die

Basis der Labryinthregion setzt sich gleichmäßig in demselben Niveau über die ganze Orbitalregion fort (*Bp*). Wir haben es hier demnach mit einer vollkommen ausgebildeten Basalplatte zu tun, und nur eine schwache Wölbung ist als letzter Rest einer früheren Basalecke noch bemerkbar. Bei den Rochen ist selbst diese nicht mehr wahrzunehmen. Die Basis der Orbital- und Labyrinthregion bilden eine einzige horizontal gelagerte Basalplatte, die ohne Grenze in die der Ethmoidalregion übergeht. Bei den meisten Haien ist die Orbitalbasis seitlich zu dem sogenannten Orbitalboden verbreitert; dieser fehlt wie bei den Rochen so auch bei *Pristiophorus*. Eine schwache Leiste bei *Pristis* an dieser Stelle wird von GEGENBAUR als sekundäre Bildung aufgefaßt.

*Pristiophorus* stimmt also in diesen Punkten vollständig mit den Rochen überein. Incisur und dementsprechend auch Basalecke fehlen; daher liegen die Basis der Labyrinth- und die der ganzen Orbitalregion in einer Ebene und bilden die „Basalplatte“ des Schädels. Hinzu kommt noch das Fehlen eines Orbitalbodens bei beiden.

Wenn nun GEGENBAUR (1872, p. 62) über diese Verhältnisse bei den Rochen sagt: „Durch diese Veränderungen wird vor Allem eine bedeutende Gleichartigkeit des Verhaltens der einzelnen Regionen an der Schädelbasis hervorgerufen, und mit dieser Nivellirung der Schädelbasis geht bei den Rochen eine neue Schädelform hervor“, so trifft dies auch vollkommen für *Pristiophorus* zu. Wir haben hier bereits die „neue Schädelform“, wie sie für die Rochen charakteristisch ist. Jene Schädelform kommt auch auf Querschnitten durch die betreffenden Körperregionen zum Ausdruck, auf die hier noch besonders hinzuweisen wäre (Taf. 23).

Bei allen Haien articuliert das Palatoquadratum mit einem am Vorderende befindlichen Fortsatz an einer an der Basalecke ausgebildeten Gelenkfläche. Dieses Gelenk ist gerade bei den primitivsten Formen am stärksten ausgebildet. Bei *Pristiophorus* ist die Gelenkfläche weit nach hinten verschoben, sie liegt hier kurz vor dem Trigeminiuloche (Taf. 15 Fig. 18, 20 *mg*). Die laterale Schädelwand trägt zugleich als vordere Begrenzung der palato-basalen Gelenkfläche einen Höcker (Taf. 15 Fig. 18 *pb*), so daß die Gelenkfläche teils auf diesen, teils auf die Seitenwand des Craniums zu liegen kommt. Doch zeigt weder die laterale Schädelwand noch auch die Basis cranii infolge der Ausbildung der Basalplatte eine ähnlich starke Einbuchtung an dieser Stelle wie bei den Haien. Der den Gelenkkopf bildende dorsale Fortsatz des Palatoquadratus ist hier

schwächer ausgebildet und schräg nach vorn und medianwärts gerichtet, von dem der gegenüberliegenden Seite um die ganze Breite der Basalplatte entfernt. Während also dieser Fortsatz an der erwähnten Gelenkfläche artikuliert, ist das Vorderende des Palatoquadratum der Basis cranii angelagert und trifft hier mit dem der anderen Seite zusammen (Taf. 24 Fig. 75 *PQ*). Wir sehen also: die bei den Haien stark ausgebildete Palato-Basalverbindung ist bei *Pristiophorus* mit der Nivellierung der Basalplatte, mit dem Schwinden der Basalecke und der Incisur modifiziert und rückgebildet. Auch in diesem Punkte könnte man Beziehungen zu den Rochen erblicken, bei denen eben die Palato-Basalverbindung vollständig fehlt (GEGENBAUR, 1872, p. 64).

Die Verlagerung des Palato-Basalgelenkes bei *Pristiophorus* nach hinten könnte hier wohl in Zusammenhang stehen mit der queren Stellung des Palatoquadratum. Infolgedessen bildet hier der Mund bereits einen ähnlichen queren Spalt wie bei den Rochen (Taf. 13 Fig. 8 u. 9).

Der knorpelige Augenträger ist nur von geringer Größe und entspringt am Vorderrande des Trigeminusloches, direkt über dem Palato-Basalgelenk (Taf. 15 Fig. 18 u. 20 *os*). Wie Schnitte durch die betreffenden Teile des Embryos von *Pristiophorus nudipinnis* zeigen, geht hier wie überall der hyaline Knorpel des Augenträgers in den der Orbitalwand über (Taf. 23 Fig. 72 *os*). Doch war die Inter-cellularsubstanz des ersteren bedeutend zellenreicher als die des Schädelknorpels. Verkalkung wie in anderen Teilen des Skelets war nicht eingetreten. Daß die Wurzel des Augenstiels bei den Haien und auch bei *Pristiophorus* am vorderen Rande des Trigeminusaustrittes liegt, während er bei den Rochen in der Mitte zwischen Trigeminus- und Opticusloch befestigt ist, ließe eventuell darauf schließen, daß bei letzteren eine Streckung des Craniums zwischen Trigeminus und Basis des Augenstiels stattgefunden hat.

Die Austrittsstelle des Trigeminus findet sich kurz hinter und über dem Palato-Basalgelenk (Taf. 15 Fig. 20 *Tr'*). Auf Querschnitten sieht man ihn direkt ventral von der Ampulle des vorderen Bogenanges und von diesem nur durch eine verhältnismäßig dünne Knorpelwand getrennt (Taf. 23 Fig. 35 *Tr''*).

Was die Lagebeziehung des Ramus ophthalmicus superficialis zur Schädelkapsel anlangt, so tritt er bei *Pristiophorus* zunächst wie bei den Squaliden und Rochen zusammen mit dem Hauptstamme des Trigeminus nach außen (Taf. 24 Fig. 75 *R. Oph. sup*). Nach dem Los-



lösen vom Trigeminus verläuft er in einer kurzen tiefen Rinne der lateralen Schädelwand (Taf. 23 Fig. 72 *R. Oph. sup*). Weiter vorn trennt er sich vom Ramus ophthalmicus profundus (*R. Oph. prof*) dadurch, daß sich der Musculus rectus internus (*rect. int*) zwischen beide schiebt. In der mittleren Orbita hat sich die erwähnte Rinne verflacht; der Nerv verläuft hier an der Stelle, wo das Orbitaldach in die Seitenwand des Craniums übergeht (Taf. 23 Fig. 69, 70 *R. Oph. sup*). Vom Ramus ophthalmicus superficialis lösen sich Ästchen los, die das Orbitaldach nacheinander in kleinen Kanälchen durchsetzen (Taf. 15 Fig. 19; Taf. 22 Fig. 67, 68; Taf. 23 Fig. 69, 70 *φ*), um auf der dorsalen Seite des Schädels die Sinnesorgane des dorsalen Teiles des Supraorbitalkanals zu innervieren. Ihre Foramina sind beiderseits auf dem Orbitaldache als zwei Längsreihen gut zu erkennen, genau wie bei anderen Haien und Rochen. Es sei ausdrücklich nochmals hervorgehoben, daß jene Foramina supraorbitalia auch bei *Pristis* vorhanden sind (vgl. S. 269; Taf. 19 Fig. 51 *φ*), im Gegensatz zu dem Befunde GEGENBAUR'S (1872). Damit erledigt sich zugleich die Angabe JAEKEL'S (1890, p. 105), jene Anordnung der Foramina supraorbitalia in zwei dem Seitenrande parallelen Reihen finde sich nur bei Spinaciden wieder.

Während bei den meisten Haien und besonders den Spinaciden der Ramus ophthalmicus superficialis zusammen mit dem R. ophthalmicus profundus in fast vertikaler Richtung das Orbitaldach in einem weiten kurzen Kanale durchsetzt (GEGENBAUR, 1872, tab. 2, 7, 8 *cp*), hat der Nerv bei *Pristiophorus* einen ganz abweichenden Verlauf an dieser Stelle. Er behält hier seine alte, horizontale Richtung bei und tritt in der vorderen, dorsomedialen Ecke der Orbita (Taf. 15 Fig. 20 *cp*) durch die präorbitale Scheidewand in die Nasenkapsel ein, ohne das Orbitaldach zu durchsetzen (Taf. 22 Fig. 66 *cp*). Er liegt hier dorsal vom Lobus olfactorius in einer tiefen Rinne an der inneren, ventralen Seite des Knorpeldaches, oben an der Grenze von Cranialhöhle und Nasenkapsel (Taf. 22 Fig. 65 *R. Oph*). Weiter vorn verflacht sich die Rinne vor dem Übertritt des Olfactorius in die Nasenkapsel (Taf. 22 Fig. 64 *R. Oph*), und der Ramus ophthalmicus läuft im Innern der Nasenkapsel nach vorn. Nahe dem vorderen Ende der Nasenhöhle zeigt das Nasendach eine Öffnung, die sich nach vorn immer mehr verbreitert (Taf. 15 Fig. 18, 19, 20 *fon*). An ihrem vorderen Ende tritt schließlich der Nerv nach außen und auf die Oberseite der Knorpelmasse, die vorn das Lumen der Nasenkapsel abschließt (Taf. 20 Fig. 59 *fon*, Fig. 58 *knl*). Auch in

diesem Teile lösen sich ständig kleine Ästchen los und durchsetzen das Nasendach in Kanälchen (Taf. 22 Fig. 65 *q*).

Wir sehen also, daß der Ramus ophthalmicus nicht das dorsale Orbitaldach in vertikaler Richtung durchsetzt, sondern in fast horizontalem Verlaufe durch die präorbitale Scheidewand in die Nasenkapsel eintritt, hier in der dorsomedianen Ecke entlang läuft und schließlich am vorderen Rande der erwähnten Lücke (*fon*) auf die dorsale Seite der rostralen Knorpelmasse tritt.

JAEKEL (1890, p. 105) gibt an, daß „die Austrittsöffnung des Ramus ophthalmicus auf das dorsale Orbitaldach klein bleibt, während dieselbe bei *Acanthias* die anderen Foramina (Foramina supraorbitalia) an Größe bedeutend übertrifft“. Er schreibt dann weiter: „Die über der Augenhöhle liegende Verbreiterung des Schädeldaches setzt sich nach auswärts biegend als Kante auf die Nasendecke fort und lässt so eine hintere und eine vordere Abdachung derselben erkennen. Die hintere bildet die vordere Wand der Augenhöhle und besitzt zwei grosse Durchbohrungen, eine innere für den Durchtritt des Ramus ophthalmicus (frontale Öffnung des Präorbitalkanals) und eine äußere nahe der Säge. Für letztere finde ich nur insofern ein Homologon, als bei den Spinaciden an der gleichen Stelle der Knorpel unverkalkt ist.“ Diese Schilderung ist sehr kurz und mir nicht klar. Sie stimmt, auch wenn man sie unter verschiedenen Gesichtspunkten betrachtet, mit meinen obigen Befunden nicht überein. Denn einmal findet nach JAEKEL ein vertikaler Durchtritt des R. ophthalmicus durch das Orbitaldach, ähnlich wie bei *Acanthias*, statt, während doch in Wirklichkeit im Orbitaldach überhaupt keine Austrittsstelle für den Hauptstamm des R. ophthalmicus vorhanden ist; durch die kleinen Öffnungen, die oben erwähnten Foramina supraorbitalia, treten nur jene kleinen Ästchen des R. ophthalmicus auf das Orbitaldach. Was andererseits die beiden großen Durchbohrungen JAEKEL's in der vorderen Wand der Augenhöhle betrifft, so ist die eine (*cp* in fig. 3) tatsächlich die Öffnung für den Durchtritt des R. ophthalmicus und wohl nur durch einen Schreibfehler als „frontale“ statt als orbitale Öffnung des Präorbitalkanals bezeichnet. Eine zweite Öffnung, eine „äußere nahe der Säge“ existiert nicht. Nur vermutungsweise möchte ich aussprechen, daß JAEKEL vielleicht durch eine bindegewebige Überbrückung der Rinne an der ventralen Seite, durch die der R. buccalis von der Orbita aus in die Nasenkapsel tritt, an dem ihm vorliegenden getrockneten Schädel getäuscht worden sein mag. Die erwähnte

Lücke (*fon*) hat er in seinen Figuren (1890, p. 102 u. 104) abgebildet, sie jedoch nicht ganz richtig gedeutet. Er sagt nämlich (1890, p. 106): „Die vordere und seitliche Abdachung der Nasenkapsel geht basal in die Knorpel der Säge über, vorn findet sich jedoch jederseits vor der Nasenkapsel und an den Seiten des mittleren Rostralknorpels eine Durchbohrung, welche den gleichen Öffnungen bei *Centrophorus calceus* und den tiefen Ausschnitten entspricht, welche sich bei *Acanthias* jederseits an der Basis des Rostrums finden.“ Wie oben erwähnt, führt jene Öffnung bei *Pristiophorus* aus der Nasenkapsel schräg nach vorn und aufwärts auf die dorsale Seite der rostralen Knorpelmasse. Schon aus der Tatsache der Durchbohrung der vorderen Nasenkapselwand geht hervor, daß jene Öffnung nicht ähnlichen Verhältnissen bei *Centrophorus* und *Acanthias* entsprechen kann, wo eine derartige Durchbohrung des Nasendaches überhaupt nicht existiert. Andererseits kann man natürlich sagen, daß jene rinnenartige Vertiefung, in die die genannte Öffnung sich bei *Pristiophorus* nach vorn erstreckt, in Beziehung gesetzt werden kann zu einer Einbuchtung, die sich bei den Squaliden und rostrumtragenden Rochen zwischen dem internasalen Rostralknorpel und dem Vorderende der Nasenkapsel findet (s. GEGENBAUR, tab. 7, fig. 4, tab. 13 fig. 1).

Bei sämtlichen Haien löst sich vom R. ophthalmicus, nachdem er die dorsale Oberfläche des Orbitaldaches erreicht hat, in seinem nach vorn gerichteten Verlaufe ein kleiner Nervenstamm los (GEGENBAUR, 1872, p. 70), tritt speziell bei Notidaniden und Spinaciden durch einen besonderen Kanal lateral- und ventralwärts auf die Unterseite des Craniums und innerviert hier im wesentlichen den ventralen Teil des supraorbitalen Sinneskanals. Da nun bei *Pristiophorus* der R. ophthalmicus die dorsale Oberfläche des Orbitaldaches überhaupt nicht erreicht, sondern in horizontaler Richtung durch die präorbitale Scheidewand in die Nasenkapsel eintritt, so findet eben hier die Abtrennung des Ramus ethmoidalis statt (Taf. 22 Fig. 65 *R. Eth*), und zwar da, wo der R. ophthalmicus dorsal vom Lobus olfactorius liegt. Der Ramus ethmoidalis läuft in der Nasenkapsel nach vorn und seitwärts, erreicht den lateralen Rand derselben (Taf. 22 Fig. 64 *R. Eth*) und beginnt sich noch in ihrem Innern zu verästeln. Die einzelnen Ästchen durchsetzen den breiten ventrolateralen Rand der Nasenkapsel, um dann Sinnesorgane des ventralen Supraorbitalkanals zu innervieren (Taf. 20 Fig. 59 *R. Eth*).

Unsere Ausführungen haben zugleich hinsichtlich des Verlaufes



beider Nerven die großen Unterschiede dargetan, in denen die Gattung *Pristiophorus* von den Haien und besonders den Spinaciden abweicht. Betrachten wir nunmehr diese Verhältnisse bei einem typischen Vertreter der Rhinoraji, bei *Raja clavata*. Auch hier dringt, wie in dem ersten Teile dieser Arbeit bereits angegeben (S. 247), der R. ophthalmicus in fast horizontaler Richtung durch die präorbitale Scheidewand (Taf. 17 Fig. 29, 30 *R. Oph*) und gelangt in die Nasenhöhle. Dasselbst verläuft er ebenfalls dorsal vom Lobus olfactorius in einer ventralen Rinne des Schädeldaches (Taf. 17 Fig. 31 *R. Oph*), tritt jedoch schon früher als bei *Pristiophorus* auf die dorsale Oberfläche des Schädels und zieht hier in jener Bucht zwischen Nasenkapsel und Rostralknorpel nach vorn (Taf. 17 Fig. 32 *R. Oph*). Der Ramus ethmoidalis trennt sich hier genau wie bei *Pristiophorus* im Innern der Nasenhöhle vom R. ophthalmicus ab, und zwar ebenfalls dorsal vom Lobus olfactorius, um an der Innenseite des Nasenknorpeldaches entlang zu laufen (Taf. 17 Fig. 31 *R. Eth*). Im Gegensatz aber zu *Pristiophorus* beginnt er sich erst nach seinem Austritt auf die ventrale Seite zu verästeln, um den gesamten ventralen Teil des supraorbitalen Sinneskanals zu innervieren (Taf. 17 Fig. 33 *R. Eth*). Wie wir schon oben gesehen haben, liegen in dieser Beziehung bei den Pristiden offenbar sekundär modifizierte Verhältnisse vor.

*Pristiophorus* stimmt also wiederum in den wesentlichsten Punkten mit den Rhinoraji überein, nämlich darin, daß der Präorbitalkanal, in dem der R. ophthalmicus die vordere Orbita durchsetzt, einen horizontalen Verlauf nimmt, daß weiterhin der Nerv wie bei *Raja* und jedenfalls auch den Rhinobatiden (bezüglich der Rochen vergleiche noch besonders GEGENBAUR, 1872, p. 70 ff.) zunächst in die Nasenhöhle gelangt und hier den Ramus ethmoidalis abgibt, und schließlich vorn in der Einbuchtung zwischen Nasenkapsel und Rostralknorpel nach vorn verläuft. Da nun GEGENBAUR (1872, p. 72) den Präorbitalkanal der Haie von dem der Rochen „als sehr verschieden“ beurteilt, so besteht natürlich jene Verschiedenheit auch zwischen Haien und *Pristiophorus*, der sich ja aufs engste hierin den Rochen anschließt.

Ein Orbito-Nasalkanal, durch den der Ramus buccalis durch die vordere Orbitalwand in die Nasenkapsel oder überhaupt in die Ethmoidalregion eindringt, ist bei Notidaniden, Spinaciden und speziell bei *Acanthias* nach GEGENBAUR vorhanden. Dagegen konnte ich feststellen, daß er bei *Pristiophorus* vollständig fehlt. Quer-

schnitte durch den Embryo von *Pristiophorus nudipinnis* zeigen, wie der Ramus buccalis zunächst aus der Orbita an den Rand der Basalplatte tritt (Taf. 23 Fig. 69, Taf. 22 Fig. 66–68 *RBe*); von dort rückt er dann in einer Rinne auf der Unterseite der präorbitalen Scheidewand in das Lumen der Nasenkapsel (Taf. 22 Fig. 65 *RBe*) und läuft hier an der Schädelswand entlang. Wie oben (S. 250) ausgeführt, fehlt auch bei *Raja* (Taf. 17 Fig. 29, 30 *RBe*) ein Orbito-Nasalkanal vollständig im Gegensatz zu GEGENBAUR'S Angaben, der ihn anscheinend mit einem Venenkanal verwechselt hat (1872, p. 73). Also auch hier haben wir bei *Pristiophorus* und den Rochen übereinstimmende Verhältnisse.

Auch jenen fälschlich gedeuteten Venenkanal konnte ich bei *Pristiophorus* erkennen. Ähnlich wie bei *Pristis perrotteti* ist er hier mehr in die präorbitale Scheidewand eingelagert (Taf. 22 Fig. 66 *Vfa*). Die orbitale Öffnung liegt mit der des Präorbitalkanals in einer gemeinsamen Bucht. Der Kanal wendet sich von hier ventralwärts und mündet hinter dem Lobus olfactorius in die Nasenkapsel (Taf. 22 Fig. 65 *Vfa*). Über den ähnlichen Verlauf dieses Kanals bei den Rhinoraji ist das oben Gesagte zu vergleichen (S. 251; vgl. auch Taf. 17 Fig. 29, Taf. 19 Fig. 48 *Vfa*). Da für die Haie keine genaueren Angaben über diesen Kanal vorliegen, muß ich an dieser Stelle von einer vergleichenden Betrachtung absehen.

Das Opticusloch liegt wie bei den meisten Haien und Rochen etwa in der Mitte der Orbita (Taf. 15 Fig. 20 *Op*). Wie es Regel ist, ist der Unterschied zwischen dem Querschnitt des Nerven und dem der Austrittsöffnung sehr erheblich (Taf. 23 Fig. 69 *Op*).

Der Nervus trochlearis, der ja den Musculus obliquus superior innerviert, tritt dorsal vom Opticus aus, etwa in einer Höhe mit dem Ramus ophthalmicus (Taf. 15 Fig. 20 *Tro*). Er durchsetzt in schräger, ventrolateraler Richtung die Knorpelwand, läuft zunächst zwischen R. ophthalmicus und Schädelswand nach vorn, rückt von unten her auf die Außenseite des R. ophthalmicus und trifft schließlich auf den in entgegengesetzter Richtung ziehenden Musculus obliquus superior, um sich auf dessen dorsomedialer Seite zu verästeln (Taf. 22 Fig. 68 *Tro*).

Die Austrittsstelle des Oculomotorius liegt vor dem Trigemulusloche (Taf. 15 Fig. 20 *Ocm*), etwas dorsal und vor der Wurzel des Augenstieles (Taf. 23 Fig. 72 *Ocm*). Der Nerv spaltet sich unmittelbar nach seinem Austritt in einen dorsalen und ventralen Ast. Der dorsale läuft zusammen mit dem Musculus rectus superior und

Musculus rectus internus nach vorn und zwar auf ihrer dorsalen Oberfläche (Taf. 23 Fig. 71 *Ocm'*). Der ventrale Teil legt sich dem Buccaliskomplex an, indem er sich seitwärts und nach hinten wendet (Taf. 23 Fig. 72, 71 *Ocm''*), und spaltet sich dann in 2 Äste; von ihnen läuft der dorsale zusammen mit der Arteria ophthalmica auf der Oberseite des Musculus rectus inferior entlang, die ventrale Partie ist mit dem Buccaliskomplex zunächst in eine bindegewebige Scheide eingeschlossen. Allmählich trennt sie sich von jenem und rückt auf die dorsale Seite des Musc. obliquus inferior, um sich schließlich in ihm zu verästeln (Taf. 23 Fig. 69 *Ocm''*).

Die Wurzel des Abducens konnte ich nicht genau feststellen, doch glaube ich an der Hand der Schnittpreparate des Embryos von *Pr. nudipinnis*, die an dieser Stelle leider etwas unvollkommen waren, annehmen zu dürfen, daß er zusammen mit dem Trigemini austritt. Er liegt zunächst an der dorsomedianen Seite des Buccaliskomplexes, dann weiterhin ventral von der Wurzel des Musc. rectus externus (Taf. 23 Fig. 72 *Abd*). Sein Verlauf ist demnach sehr kurz.

Allgemein kann man sagen, daß die Augenmuskelnerven von *Pristiophorus* hinsichtlich ihrer Austrittsstellen und ihres Verlaufes nicht von denen der Rochen abweichen, wie überhaupt in dieser Hinsicht bei den Selachieren weitgehende Übereinstimmung herrscht. Dahingestellt bleibt lediglich dieses Verhalten des Abducens, dessen Austrittsöffnung ich nicht sicher feststellen konnte.

### Die Kopfarterien.

Die Carotis posterior, die ja von der ersten abführenden Kiemenarterie ausgeht, teilt sich auch bei *Pristiophorus* in 2 Äste; der mediane von ihnen vereinigt sich hinter dem Palato-Basalgelenk mit dem der gegenüberliegenden Seite an der Basis cranii zu einem unpaaren Stamme, der in der Mittellinie der Schädelbasis durch einen Kanal in die Schädelhöhle eindringt (Taf. 24 Fig. 76, Taf. 15 Fig. 18 *Ca. po'*). Der äußere Ast läuft in der Orbita nach vorn als Arteria orbitalis (Taf. 24 Fig. 76, Taf. 23 Fig. 74 *Art. orb*). Letztere entspricht der Carotis externa HYRTL'S. Der unpaare mediane Stamm besitzt hier einen bedeutend größeren Durchmesser als die Arteria orbitalis.

Die Carotis anterior, die sich weiter lateralwärts von der ersten abführenden Kiemenarterie abspaltet, tritt dorsal vom Gelenkfortsatz des Palatoquadratus an die Seitenwand des Craniums heran (Taf. 24 Fig. 74 *Ca. ant*) und teilt sich hier in 2 Äste; der kleinere ver-



läuft nach vorn als Arteria ophthalmica (Taf. 24 Fig. 75 *Art. oph*), der größere wendet sich unter fast rechtem Winkel medial und tritt hier in die knorplige Seitenwand des Craniums ein (Taf. 24 Fig. 75 *Ca. ant'*) und vereinigt sich im Cavum cranii rückwärts laufend mit dem entsprechenden Ast der anderen Seite (Taf. 23 Fig. 73 *Ca. ant'*). In der Mitte dieser Anastomose mündet nun der oben erwähnte unpaare Ast der Carotis posterior (Taf. 24 Fig. 74 *Ca. po'*), nachdem er die Basis cranii durchsetzt hat. Unmittelbar nach ihrem Eintritt in die Cranialhöhle entsendet die Carotis posterior nach vorn die Arteria cerebralis (Taf. 24 Fig. 75, Taf. 23 Fig. 72 *Art. cebr*).

Bezüglich des weiteren Verlaufs der Arterien im Cranium wäre noch zu bemerken, daß die Arteria ophthalmica auf der Innenseite des Buccaliskomplexes entlang läuft, dann auf die Unterseite des Oculomotorius tritt (Taf. 23 Fig. 72 *Art. oph*). Sie sinkt darauf mit dessen ventralem Aste auf die Oberseite des Musc. rectus inferior, um von hier aus sich an dem Auge zu verzweigen und Ästchen in jenen hineinzusenden. Die Arteria orbitalis zieht auf der ventralen Seite des Buccaliskomplexes entlang nach vorn (Taf. 23 Fig. 72 *Art. orb*) und gibt verschiedene größere Äste ab, unter anderen einen Zweig, der den äußeren Ast des Buccalis begleitet (Taf. 23 Fig. 69 *Art. orb'*). Der Hauptteil setzt sich dann als Arteria rostralis zusammen mit dem Buccalis auf das Rostrum fort und liegt hier in dessen ventraler Rinne (Taf. 20 Fig. 58 *Art. ro*). Die Arteria cerebralis läuft an der Innenseite der Orbitalwand nach vorn und aufwärts, biegt in der Höhe des Opticusloches nach vorn um (Taf. 23 Fig. 69 *Art. cebr*) und gibt hier einen starken Ast ab, der zusammen mit dem Opticus aus dem Cranium austritt und in den Bulbus eindringt (= Arteria optica von CARRAZZI) (Taf. 23 Fig. 69 *Art. ott*).

Die Kopfarterien dringen demnach bei *Pristiophorus* durch zwei Foramina in das Knorpelcranium ein, ein unpaares Foramen in der Medianlinie der Basis cranii, durch das der mediane Ast der Carotis posterior nach seiner Vereinigung mit dem entsprechenden der anderen Seite läuft (Taf. 15 Fig. 18 *Ca. po'*), und ein zweites paariges Foramen an der Seitenwand des Craniums, direkt hinter der palato-basalen Gelenkfläche; durch letzteres tritt die Carotis anterior in das Cranium ein (Taf. 15 Fig. 20 *Ca. ant'*).

Ein wesentlich anderes Verhalten hinsichtlich der Kopfarterien zeigen im Gegensatz hierzu die Spinaciden. Nach HYRTL (1872, p. 265/9) und GEGENBAUR (1872, p. 74) vereinigt sich bei *Acanthias* der mediane Ast der Carotis posterior nicht mit dem der gegenüber-

liegenden Seite, um als unpaarer Stamm in die Schädelbasis einzudringen, sondern es treten hier beide Äste getrennt durch die Basis cranii in die Schädelhöhle (= Carotis interna HYRTL's), kreuzen sich in derselben, wobei sie durch ein kleines Ästchen an dieser Stelle miteinander kommunizieren; danach vereinigt sich der rechte Ast mit der linken Carotis anterior und der linke mit der rechten. Eine derartige paarige Eintrittsöffnung für den medianen Ast der Carotis posterior fand GEGENBAUR bei Notidaniden, *Seymnus*, *Centrophorus*, *Galeus*, *Mustelus* und anderen Haien. Ebenso fand ich an einem Kopfskelet von *Somniosus* an der Basis cranii eine paarige Eintrittsöffnung, wie es auch WHITE (1895, tab. 1 fig. 3) abbildet. Während sich nun auch die meisten Galeoidei ähnlich verhalten wie die eben besprochenen Haie (vgl. CARRAZZI, 1905, p. 127), machen *Rhina squatina*<sup>1)</sup> und *Selache maxima* hiervon eine Ausnahme. Bei letzterem gibt die Carotis posterior ein kleines medianes Ästchen ab (CARRAZZI, 1905, p. 93), das nach Vereinigung mit dem der anderen Seite die Schädelbasis durchsetzt, um in die Anastomose der Carotis anterior zu münden. Ferner weicht *Selache maxima* auch darin von den übrigen Haien ab, daß die Arteria ophthalmica nicht von der Carotis anterior, sondern der Arteria orbitalis, also einem Zweige der Carotis posterior, entspringt. Auch bei *Rhina squatina* (CARRAZZI, p. 125) vereinigen sich die beiderseitigen inneren Äste der Carotis posterior und durchsetzen als unpaarer Stamm die Schädelbasis (CARRAZZI, p. 125, fig. 19).

Bezüglich der Rochen muß ich mich auf eine ältere Arbeit von HYRTL (1852, p. 17) beschränken. HYRTL hat *Torpedo* und *Raja* untersucht.

Als ein für die Rochen typisches Verhalten bezeichnet er den Zustand, den er bei *Torpedo* (1852) und *Pristis* (1872, p. 27) fand, wo die inneren Äste der Carotides posteriores sich zu einem unpaaren medianen Stamme vereinigen, der in der medianen Linie die Basis cranii durchsetzt.<sup>2)</sup> Auch die mir zur Verfügung stehenden Skelete

1) Da von GEGENBAUR, GÜNTHER u. A. *Rhina* (*Squatina*) zu den Haien gerechnet wird, führe ich diese Form, wo ich durch die Literatur veranlaßt werde sie zu erwähnen, ebenfalls unter diesen an, obwohl ich mit GOODRICH (1909, p. 157) u. A. *Rhina* für eine den Rochen näher stehende Gattung halte.

2) Bei *Raja clavata* (1852, p. 17) besitzt der innere Ast der Carotis posterior (Carotis interna) eine bei den übrigen Rochen sonst nirgend vorkommende Eigentümlichkeit. Er vereinigt sich nicht mit dem der anderen

von *Raja clavata* und *Pristis pectinatus* (Taf. 16 Fig. 23 *Ca. po'*) zeigten ebenfalls nur das eine unpaare Foramen in der Mittellinie der Schädelbasis (vgl. auch Taf. 16 Fig. 23 *Ca. po'*).

Als wesentlich ist demnach hervorzuheben, daß bei den typischen Haien Notidanidae, Squaloidei, Galeoidei mit Ausnahme von *Selache maxima* der mediane Ast der Carotis posterior von dem der anderen Seite getrennt und durch eine paarige Öffnung in die Basalplatte des Craniums eindringt. Eine Kreuzung der beiden Stämme, eventuell eine Anastomose findet erst im Innern der Gehirnhöhle statt. Anders verhalten sich *Selache maxima*, *Rhina squatina*, *Pristiophorus* und die Rochen. Hier findet sich in der Mitte der Schädelbasis eine unpaare Öffnung, durch die ein unpaarer Arterienstamm, entstanden aus der Vereinigung der medianen Äste der Carotides posteriores, in die Basis cranii eintritt. Daraus folgt dann ebenfalls, daß sich *Pristiophorus* in diesem Punkte enger an die Rochen anschließt als an die typischen Haie und speziell an die Spinaciden. Das anscheinend übereinstimmende Verhalten von *Selache maxima*, bei dem jedoch der mediane Ast der Carotis posterior nur sehr dünn ist, dürfte bei der großen Kluft im System zwischen diesem einerseits und *Pristiophorus* und den Rochen andererseits lediglich als Konvergenz aufzufassen sein. Hinsichtlich der Deutung dieser Verhältnisse bei *Rhina squatina* dürfte die systematische Stellung dieser Gattung zu berücksichtigen sein (s. Fußnote S. 296).

Der von GEGENBAUR (1872, p. 75) benannte Canalis transversus, der nach ihm eine Verbindung der beiden venösen Orbitalsinus darstellt, liegt bei *Pristiophorus* kurz hinter dem Palato-Basalgelenk. Seine äußere Öffnung liegt dorsal und nach hinten von dem Eintritt der Carotis posterior in das Cranium (Taf. 15 Fig. 20 *V. cbr. ant*); das Gefäß selbst ist in dem Schädel etwas nach hinten gerichtet (Taf. 23 Fig. 73 *V. cbr. ant*). In der Gehirnhöhle liegt es in einer queren Ausbuchtung der Basis cranii (Taf. 23 Fig. 74, Taf. 24 Fig. 76 *V. cbr. ant*) und ist von der Cranialhöhle nur durch eine Lamelle fibrillären Bindegewebes getrennt. Da Sattellehne und Sattelgrube kaum ausgebildet sind, fehlt eine knorpelige Scheidewand an dieser Stelle zwischen

---

Seite, beide dringen aber zusammen durch ein einziges, unpaares Foramen in die Schädelbasis und kreuzen sich, wobei an der Kreuzungsstelle eine Anastomose stattfindet. Eine zweite „Arteria ophthalmica“ (= ottica von CARRAZZI) erwähnt HYRTL ebenfalls bei *Raja*; sie zweigt von der Arteria cerebialis ab und gelangt mit dem Opticus zum Auge.



„Canalis transversus“ und Cranialhöhle, so daß beide in offener Verbindung stehen. Bei *Acanthias* und den anderen Spinaciden dagegen durchsetzt der Kanal die Knorpelmasse der Sattellehne, also den Basalknorpel. Bei den Rochen liegt der mittlere Teil des Gefäßes wiederum in der Gehirnhöhle, also nicht allseitig von dem Knorpel der Basis cranii umgeben. Demnach schließt sich auch hierin *Pristiophorus* enger an die Rochen an. Was nun die Bedeutung dieses Kanals anlangt, so dürfte er schwerlich eine ausschließliche Anastomose der beiden Orbitalsinus sein, wie GEGENBAUR will. Wenn mir auch aus dieser Partie nur eine unvollkommene Schnittserie zur Verfügung stand, so glaube ich dieser doch entnehmen zu können, daß der „Canalis transversus“ venöse Gefäße aus den vorderen Teilen des Gehirns und überhaupt aus der Schädelhöhle aufnimmt und nach außen in den Orbitalsinus leitet. Trifft das zu, so wäre der „Canalis transversus“ GEGENBAUR's identisch mit der Vena cerebialis anterior von PARKER (1887).

### Die Ethmoidalregion.

Bei *Pristiophorus* setzt sich die Basalplatte der Orbitalregion ohne Unterbrechung und in derselben Breite auf die Ethmoidalregion fort, so daß die gesamte Basis cranii in einer horizontalen Ebene liegt (Taf. 15 Fig. 18 Bp). Gleichzeitig erstrecken sich die inneren Wände der Orbita in annähernd gleichen Abständen voneinander auch auf die Ethmoidalregion (Taf. 20 Fig. 59 Sw), bilden hier die knorpelige Seitenwand der Präcranialhöhle und stoßen ventral unter fast rechtem Winkel mit der Basis cranii zusammen (Taf. 22 Fig. 64 Sw). Da nun die Seitenwand der Präcranialhöhle zugleich die mediale Wand der Nasenkapsel bildet, so erscheinen letztere hier bei der bedeutenden Breite der Präcranialhöhle stark seitlich auseinandergedrängt.

Die Präfrontallücke liegt bei *Pristiophorus* ganz in der Ethmoidalregion (Taf. 15 Fig. 19 D), sie beginnt bei dem *Prist. nudipinnis*-Embryo etwa in gleicher Höhe mit dem Vorderrande des Foramen olfactorii (Taf. 22 Fig. 64 D) und öffnet sich über die ganze Breite der Präcranialhöhle, um sich am vorderen Ende der Nasenhöhle wieder zu schließen (Taf. 20 Fig. 59 D). Die Präcranialhöhle selbst setzt sich, wie auf Schnitten zu sehen ist, noch weit auf das Rostrum fort. Der unpaare mediane Teil, der internasal höher als breit ist (Taf. 22 Fig. 64), erscheint auf dem Rostrum dorsoventral zusammengedrückt, so daß er hier bedeutend breiter als hoch

ist (Taf. 20 Fig. 58). Nach vorn wird die Präcranialhöhle auf dem Rostrum immer kleiner und enger, bis sie schließlich beim *Prist. nudipinnis*-Embryo kurz vor der Ansatzstelle der Tentakel (Taf. 13 Fig. 8) ihr Ende erreicht, während sie bei dem älteren *Prist. japonicus* noch ein großes Stück weiter geht (Taf. 13 Fig. 9). Vorn wird sie durch hyalinen Knorpel abgeschlossen, der als unpaare mediane Masse sich bis an die Spitze des Rostrums erstreckt.

Wie oben bereits angegeben, setzt sich die Basis cranii von der Orbitalregion auf die Ethmoidalregion und weiterhin auch auf das Rostrum fort, so daß die gesamte ventrale Fläche des Craniums eine nahezu horizontale Platte bildet, die nach der Spitze des Rostrums hin nur ganz allmählich an Breite abnimmt (Taf. 15 Fig. 18 Bp). Die Ausbildung eines medianen Kieles, wie man ihn im Anschluß an das Auftreten der Basalecke an der Unterseite des Internasalknorpels zahlreicher Haie und besonders der Spinaciden findet, ist hier vollständig unterblieben. Ebenso fehlt bei *Pristiophorus* jene paarige Einbuchtung auf der Unterseite zwischen Nasenkapsel und Internasalknorpel, die GEGENBAUR als Nasallücke bei den Haien bezeichnet. Weiterhin ist es nicht zu einer Durchbohrung gekommen, die von der Nasallücke aus in die Schädelhöhle führt, wie sie typisch ist für die Spinaciden. Daraus geht also vollkommen klar hervor, daß wir es bei *Pristiophorus* mit einem „undurchbohrten Rostrum“ (GEGENBAUR) zu tun haben. Zugleich sind hiermit auch die tiefgehenden Unterschiede gegen die Spinaciden und speziell *Acanthias* und *Centrophorus* hervorgehoben, zu denen JAEKEL (1891) die Gattung *Pristiophorus* stellen will. Dagegen stimmt in diesen Punkten wiederum die Ethmoidalregion der Rochen mit der von *Pristiophorus* überein. Zunächst ist hier das Rostrum an seiner Basis stets undurchbohrt. GEGENBAUR (1872, p. 91) kennzeichnet ausdrücklich diese Formen als solche mit „undurchbohrtem Rostrum“. Ferner ist es von dem der Haie verschieden durch die größere Breite der Präcranialhöhle überhaupt, wodurch eben jenes starke Auseinanderweichen der Nasenkapseln bedingt ist. Weiterhin gehört hierher die Ausbildung der Basalplatte, die sich wie bei *Pristiophorus* in demselben Niveau von der Orbitalregion aus auf das Rostrum erstreckt. Es fehlt dementsprechend auch hier die Nasallücke und der mediale Kiel. Aus diesen Ausführungen geht wohl zur Genüge hervor, daß *Pristiophorus* auch in bezug auf die Ethmoidalregion in den wichtigsten Punkten Übereinstimmungen mit den Rochen und speziell den Rhinoraji zeigt, während er von dem Spinacidentypus vollständig abweicht.

Das Dach der Nasenkapsel von *Pristiophorus* zeigt die erwähnten Foramina, durch die kleine Nervenästchen des Ramus ophthalmicus superficialis treten und den hier verlaufenden Teil des supraorbitalen Sinneskanals innervieren (Taf. 15 Fig. 14 *q*). Die präorbitale Scheidewand und die Lücke (*fon*) im dorsalen Dach der Nasenkapsel sind bereits besprochen. An dem lateralen Rand der Schädelbasis fand sich keine Knorpellamelle als Boden der Nasenhöhle (Taf. 22 Fig. 64, 65). Dagegen ist ein lateraler Boden dadurch vorhanden, daß der Seitenrand der Nasenkapsel auf der ventralen Seite nach einwärts übergreift. Auch zeigt der Seitenrand eine starke Verdickung; ob diese allein hervorgerufen ist durch die gewaltige Vergrößerung des Rostrums und dessen Befestigung oder in Beziehung steht zum Schädelflossenknorpel der Rochen, lasse ich dahingestellt.

Ich komme nunmehr zum pränasalen Abschnitt des Rostrums. An ihm können wir zwei Teile unterscheiden: ein medianer, unpaarer bildet den phylogenetisch älteren Teil. Er enthält die Präcranialhöhle und entspricht allein dem typischen knorpeligen Rostrum der Selachier nach GEGENBAUR (1872, p. 87). Den zweiten Hauptbestandteil bilden die paarigen Knorpelleisten (Taf. 20 Fig. 58, Taf. 15 Fig. 18, 19 *knl*) an den Seiten, die durch eine dorsale und ventrale Rinne abgegrenzt sind. Die paarige Knorpelmasse stellt hinten die Vorderwand der Nasenkapsel dar, seitlich geht sie in ihre verdickte Seitenwand über. In der dorsalen und ventralen Rinne verlaufen die Hauptnerven und Gefäßstämme. Medial ist die Wandung jener Rinne steil, ja fast senkrecht, da sie hier an die laterale Knorpelwand der Präcranialhöhle grenzt. Die laterale Wand der Rinne geht dagegen allmählich in die paarige Knorpelleiste über (Taf. 20 Fig. 58 *knl'*). Nach der Spitze des Rostrums hin nimmt die Tiefe und Breite der Rinnen langsam ab, in dem Maße, wie auch die Nerven- und Gefäßstämme kleiner werden. An der Spitze verflachen sich die Rinnen noch mehr und zwar die dorsalen zuerst, bis schließlich die lateralen Leisten mit dem unpaaren, medianen Knorpel eine einzige Masse bilden, auf der nur die intraorbitalen Sinneskanäle kleine Furchen bilden.

Daß jene paarigen Knorpelleisten gegenüber dem medianen Knorpel sekundäre Neuerwerbungen sind, die in einer derartigen Ausbildung nur bei *Pristiophorus* auftreten, dürfte aus dem oben Gesagten hervorgehen. Eine andere Frage ist die, ob wir bei den anderen Haien oder Rochen ein Homologon zu jenen seitlichen Knorpelpartien finden. JAEKEL bringt wiederum das Rostrum der



Pristiophoriden in Beziehung zu dem der Spinaciden, speziell zu dem von *Centrophorus calceus*. Er sagt (1891, p. 106): „Die Differenzierung des Rostrums lässt sich am besten von einer Ausbildung ableiten, wie sie unter den lebenden Formen *Centrophorus calceus* besitzt (vgl. die Zeichnung bei GEGENBAUR, l. c., tab. 8 fig. 1). Man braucht sich nur vorzustellen, dass sich der mittlere Knorpel bedeutend verlängert und danach an seiner Basis verbreitert, so kommt man auf das scheinbar befremdliche Bild, welches uns *Pristiophorus* in seinem Rostrum darbietet. Bei *Centrophorus granulosus* und anderen Arten ist die Ausbildung noch nicht so weit vorgeschritten wie bei *Centrophorus calceus*, indem bei *Centrophorus granulosus* z. B. wohl seitliche Fortsätze vorn am Rostrum vorhanden sind, aber noch keine Verbindung derselben mit der Nase besteht.“

JAEKEL sucht demnach die lateralen Knorpelleisten bei *Pristiophorus* mit den nach hinten gerichteten Fortsätzen des Rostrums von *Centrophorus calceus* zu identifizieren und weiterhin mit einem bindegewebigen Ligamente, das von diesen Fortsätzen zum Vorderende der Nasenkapseln führt. Hierzu wäre zunächst zu bemerken, daß der phylogenetisch ältere Teil des Rostrums von *Pristiophorus*, wie ich oben zeigen konnte, von den Spinaciden und speziell von *Centrophorus* und *Acanthias* vollständig abweicht und mit dem der Rhinoraji übereinstimmt. Weiterhin finden sich derartige nach hinten gerichtete Fortsätze an der Spitze des Rostrums, wie sie *Centrophorus* besitzt, gerade auch bei den Rochen (vgl. *Raja* PARKER 1879), und außerdem liegt, wie schon GEGENBAUR (1872, p. 85) betont, kein Grund vor, in jenem bindegewebigen Ligamente, das bei *Centrophorus calceus* von dem genannten Fortsatze zum Vorderende der Nasenkapsel führt, den „Repräsentanten eines Skeletgebildes“ zu erblicken. Auch STROMER (1905, p. 57) sucht eine Beziehung des *Pristiophorus*-Rostrums zu dem der anderen Selachier festzustellen, indem er die unpaare mittlere und die beiden seitlichen Knorpelmassen des ersteren als die „drei Schnauzenknorpel anderer Haie betrachtet“ — gemeint können hier nur die Galeoidei sein. — Bis jetzt ist jedoch noch nicht genügend klargestellt, wie sich die 3 Schnauzenknorpel der Galeoidei zum Rostrum der übrigen Selachier verhalten. Die alte Ansicht GEGENBAUR's (1872, p. 87 u. 89), wonach die 3 Schnauzenknorpel zusammen dem unpaaren Rostrum der Squaloidei und Rhinoraji entsprechen, erscheint durch die entwicklungsgeschichtliche Arbeit PARKER's (1879) zweifelhaft und wird auch von GEGENBAUR in seinem Lehrbuche (1898) zum größten Teile fallen gelassen.

GAUPP (1905) hat sie dagegen in vollem Umfange wieder aufgenommen. Bevor also diese Frage nach der Beziehung des Rostrums der Galeoidei zu dem der übrigen Selachier in befriedigender Weise gelöst ist, dürfte es verfrüht erscheinen, das *Pristiophorus*-Rostrum in Beziehung zu setzen zu dem einer stammesgeschichtlich so weit entfernten Gruppe, wie es die Galeoidei sind. Dagegen hat STROMER (1905, p. 57) richtig erkannt, daß „der mittlere Kanal (des *Pristiophorus*-Rostrums) offenbar der bei *Rhynchobatus* wie ja auch bei *Pristis* vorhandenen Fortsetzung der Präfrontallücke [= Präcranialhöhle] homolog ist“.

Der Rostralknorpel ist von zahlreichen kleinen Kanälchen durchsetzt, über deren Bedeutung ich noch einiges sagen möchte. Unmittelbar vor der Nasenkapsel finden sich bei dem *Prist. nudipinnis*-Embryo in der lateralen Knorpelleiste 5 Kanälchen, die von dem Lumen der Nasenkapsel aus schräg nach vorn seitwärts und unten verlaufen. In ihnen führen Ästchen des Ramus ethmoidalis zur ventralen Oberfläche (Taf. 20 Fig. 59 *R. Eth*); bereits im Knorpel von diesen sich trennende Zweige dringen direkt lateralwärts an die Basis der Rostralzähne, um sich hier zu verzweigen (Taf. 20 Fig. 58 *R. Eth*) und auch Äste in ihre Pulpahöhle zu schicken. Auf dem übrigen Rostrum sind die Verhältnisse folgendermaßen (Taf. 20 Fig. 57, 58 *R. Oph*): ein größerer Nervenstamm dringt zugleich mit einem Venenaste von der dorsalen Rinne aus in lateraler und ventraler Richtung in den seitlichen Knorpel ein (Taf. 20 Fig. 58 *Oph*) bis etwa in ein Niveau mit dem ventralen supraorbitalen Sinneskanal; hier verästelt er sich im Innern der Knorpelleiste, ein Teil der Fasern geht zum ventralen Supraorbitalkanal, ein anderer Teil dringt direkt lateralwärts zum Seitenrand des Rostrums und tritt in Beziehung zu den Rostralzähnen (Taf. 20 Fig. 57 *R. Oph*). Der gleichmäßige Abstand dieser Kanälchen ist schon auf Sagittalschnitten durch das Rostrum zu sehen (Textfig. A *R. Oph*); je einem austretenden Ästchen entspricht hier die Basis eines Rostralzahnes. Eine weitere Reihe von Kanälchen liegt mehr medial und durchsetzt die Knorpelpartie, die die dorsale und ventrale Rinne voneinander trennt. Durch sie treten Venenästchen, die sich von der in der dorsalen Rinne verlaufenden Vena rostralis (*Vro*) loslösen, auf die ventrale Seite. Auch hierfür geben Sagittalschnitte recht anschauliche Bilder (Textfig. B *Vro*). Noch einen bedeutend größeren Kanal finde ich vorn in der Nähe der Ansatzstelle des Tentakels; durch ihn führt ein dicker Nervenstamm auf die ventrale Seite des Rostrums. Schließlich findet sich noch ein Knorpelkanal von besonderer Wichtig-

keit in der lateralen Knorpelleiste kurz vor der Nasenkapsel; durch ihn vereinigt sich der ventrale supraorbitale Sinneskanal mit dem dorsalen (Taf. 20 Fig. 57 *dvcom*).

Die Tentakel: Sie sind in tiefen Gruben an der ventralen Seite des Rostrums eingelenkt (Taf. 13 Fig. 8 u. 9 *Te*), und zwar seitlich von der ventralen Rinne etwa in der Mitte zwischen diesem und dem Seitenrande. Durch die Achse des Tentakels läuft der Länge nach bis an seine Spitze ein Knorpelstab (Textfig. A *El*). Er besteht

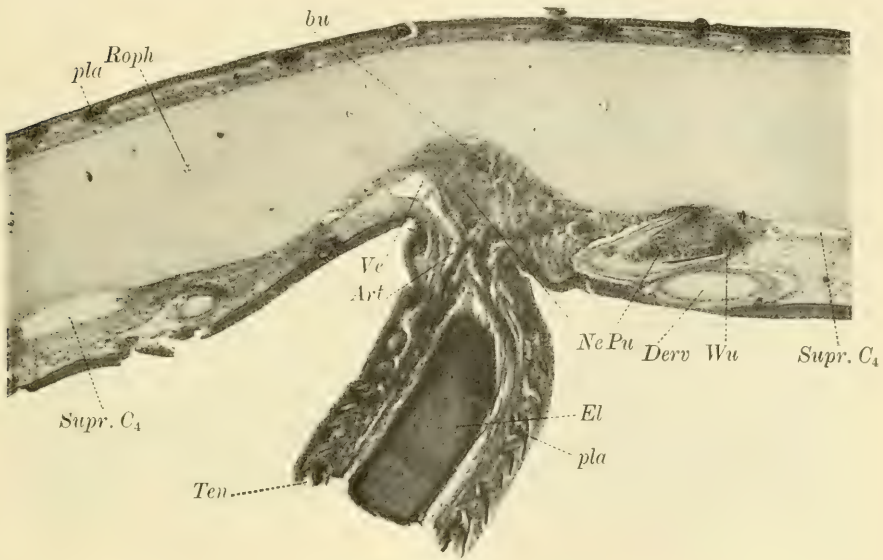


Fig. A. Mikrophotogramm. 1:16.

Sagittalschnitt durch das Rostrum des *Pristiophorus nudipinnis*-Embryos mit angeschnittenem Tentakel.

*Ten* Tentakel. *Ne* Nerv desselben. *Ve* Vene. *Art* Arterie. *El* elastischer Knorpelstab. *pla* Placoidschuppen des Tentakels. *bu* Ausbuchtung des Rostralknorpels für den Tentakel. *Supr. C4* einzelne Kammer des Supraorbitalkanals. *Pu* Pulpa-höhle. *Wu* Wurzel des Rostralzahn.

aus elastischem Knorpel, dessen Fasern sich bei einer Färbung mit Hämatoxylin-Pikrofuksin intensiv gelb färbten, im Gegensatz zum hyalinen Knorpel des Rostrums, der die Pikrinsäure überhaupt nicht aufnimmt. An der Basis des Tentakels greift der Knorpelstab in die tiefe Einbuchtung des Rostrums (Textfig. A *bu*) und lehnt sich mit seinem gelenkkopffähnlichen, konvexen, proximalen Ende dicht



der konkaven Wandung der Grube an. Das Corium des Tentakels ist sehr stark ausgebildet und besteht aus mehreren alternierenden Lagen von Ring- und Längsfaserbündel. Zwischen Corium und Knorpelstab liegen die Gefäße und Nerven (Textfig. A *Ne*). Der Nervenstamm, der den Tentakel versorgt, löst sich vom R. buccalis los; ebenso gibt die in der ventralen Rinne verlaufende Rostralarterie ein Gefäß (*Art*) ab, das zusammen mit dem Nerven in den Tentakel tritt. Mit ihnen verläuft auch eine Vene (*Ve*). Auffallend ist die große Zahl und die beim Embryo weit vorgeschrittene Ausbildung der Placoidschuppen (Textfig. A *pla*). Hinter ihnen bleiben die Haut-

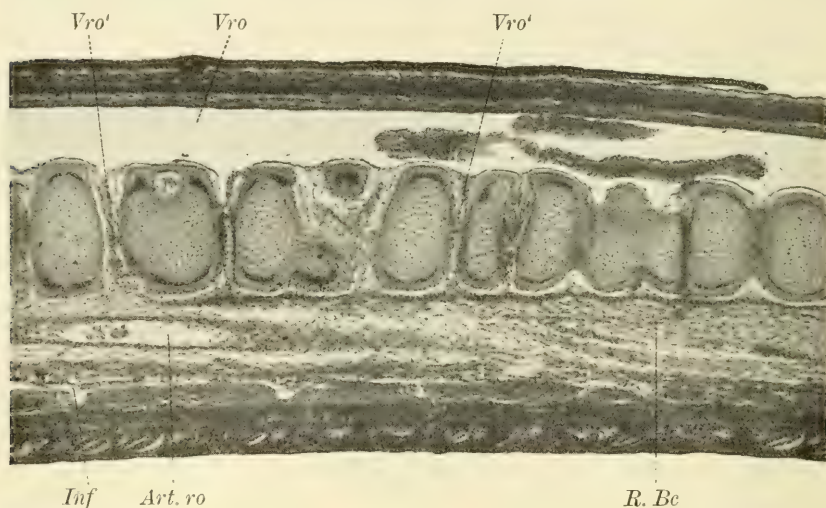


Fig. B. Mikrophotogramm. 1:16.

Sagittalschnitt durch das Rostrum des *Pristiophorus nudipinnis*-Embryos in der Gegend der dorsoventralen Venenkanälchen.

*Vro* Vena rostralis. *Vro'* dorsoventrales Venenästchen. *Art. ro* Arteria rostralis.  
*R. Bc* Ramus buccalis. *Inf* Infraorbitalkanal.

zähne des übrigen Rostrums stark zurück; vor allem aber zeichnen sie sich durch die starke Dentinbildung aus, die bei den andern erst angedeutet ist.

Wider Erwarten war es mir nicht möglich, auf den zahlreichen Quer- und Sagittalschnitten durch den Tentakel irgendwelche Sinnesorgane, wie Sinnesknospen oder LORENZINI'sche Ampullen, zu finden, worauf doch der Eintritt eines starken Nervenstammes hätte schließen lassen. Jedenfalls sind hier einzelne auf der Epidermis zerstreut

liegende Sinneszellen die Träger des Tastsinnes. Denn der Tentakel dürfte doch wohl die Funktion eines Tastorgans haben.

Mit einigen Worten möchte ich noch an dieser Stelle auf die Art der Befestigung der Rostralzähne eingehen. Vorher muß ich jedoch einen in der Literatur ganz allgemein auftretenden Irrtum berichtigen. Wie die Fig. 18 (*Bstr*) Taf. 15 zeigt, erstreckt sich vom Seitenrande der Nasenkapsel bis zum Palato-Quadratum eine feste Gewebsmasse, die dem Seitenrande des Kopfes entlangläuft und in der die hintersten Zähne des Seitenrandes befestigt sind (Taf. 22 Fig. 66, 67; Taf. 23 Fig. 69, 70, 73 *Bstr*). Diese Gewebsmasse finde ich zuerst bei MÜLLER u. HENLE (1841, p. 98) in einer Anmerkung erwähnt. Sie wird hier als ein Knorpelfortsatz angesehen, der sich von der hinteren Knorpelwand der Nasenkapsel rückwärts gegen die Mundwinkel erstreckt. Als eine zum Kopfskelet gehörige Knorpelmasse bilden auch HASWELL (1849, tab. 1 fig. 9) und JAEKEL (1890, p. 102, Textfig. und p. 104, fig. 3) sie ab. In Wirklichkeit ist sie weiter nichts als ein dichter fibrillärer Bindegewebsstrang, der sich vom Seitenrand des Rostrums auf die äußere laterale Wand der Nasenkapsel fortsetzt und von hier am Rande der Orbitalregion hinzieht, ohne mit dem Knorpel des Craniums in Beziehung zu treten. Hinten läuft er noch ein Stück dem Palato-Quadratum entlang bis zu dessen Gelenk mit dem Hyomandibulare. In diesem fibrillären Bindegewebe, das jedenfalls aus dem Corium hervorgegangen ist, mit dem es in seinem histologischen Bau besonders bei dem *Prist. nudipinnis*-Embryo übereinstimmt, sind die Rostralzähne des Seitenrandes befestigt (Taf. 15 Fig. 10; Taf. 23 Fig. 69, 70 *Der*). Auf der dorsalen und ventralen Seite geht dieses Gewebe in das Corium über. Ferner laufen im Bereich der Orbita in ihm ausführende Röhren der LORENZINI'schen Ampullen und Teile des Seitenkanalsystems (vgl. unten). Jene Bindegewebsmasse ließ sich beim erwachsenen Tier relativ leicht vom Schädelknorpel lospräparieren (Taf. 15 Fig. 18). Um so unverständlicher ist es, wie sie seither in der Literatur als zum Kopfskelet gehöriger Knorpel aufgefaßt werden konnte.

Auch längs des Seitenrandes des Rostrums findet sich dieses Gewebe, und ebenso sind hier in ihm die Rostralzähne befestigt. Wie entsprechende Querschnitte durch den *Pristiophorus nudipinnis*-Embryo (Taf. 20 Fig. 59 *Der*) und den älteren *Prist. japonicus* zeigen, treten die Zähne weder im embryonalen Zustande noch auch beim ausgebildeten Tiere in irgendeine Beziehung zum Rostralknorpel und seinen Kalkprismen, sind vielmehr stets durch eine Schicht des

oben erwähnten fibrillären Bindegewebes von diesem getrennt. Es kommt weder zur Alveolenbildung, wie etwa bei *Pristiden* (vgl. auch JAEKEL, 1890), noch auch zur Bildung von Fortsätzen des Rostralknorpels und seiner Kalkprismen, auf denen die Zähne befestigt wären. In keiner Weise entspricht den Tatsachen die Darstellung JAEKEL'S (1890, p. 92): „Das innere des Hohlkegels (des Rostralzahnes) ist von schwach inkrustiertem Knorpel ausgefüllt und gestützt, während die äußere Umwachsung der Wurzel durch die inkrustierte Haut dem Zahn noch einen weiteren Halt giebt.“ In einer Anmerkung fügt er noch hinzu: „Da mir hierzu nur trockene Exemplare zur Untersuchung vorlagen, so habe ich den Knorpel selbst nicht beobachten können, wohl aber die polyedrische Inkrustation, welche meist die Knorpel der *Selachier* überzieht.“

Auf die Knorpelverkalkung und eine vergleichende Untersuchung der Mikrostruktur der Zähne möchte ich an dieser Stelle nicht eingehen, da es dem Zwecke dieser Arbeit nicht entspricht. Dagegen sei auf die Anordnung der Rostralzähne hingewiesen. Außer der Reihe von Rostralzähnen am Seitenrande des Rostrums (Taf. 20 Fig. 57, 58, 59; Taf. 15 Fig. 18; Textfig. C *Der*) findet sich bei den mir zur Verfügung stehenden Species eine zweite Reihe ebensolcher Zähne auf der ventralen Seite (Taf. 20 Fig. 57, 59; Taf. 13 Fig. 8 u. 9; Textfig. A *Derv*). Im Gegensatz zu den Rostral-



Fig. C. Mikrophotogramm. 1:16.

Sagittalschnitt durch das Rostrum des Embryos von *Pristiophorus nudipinnis* im Bereiche der Zahnanlagen des Seitenrandes.

*Der* Zahnanlagen. *Ep* Schmelzepithel. *Pu* Pulpahöhle. *De* Dentin. *Es* Epidermis. *Co* Corium. *Pla* Anlage einer Placoidschuppe.



zählen des Seitenrandes sind die letzteren alle von gleicher Größe und in regelmäßigen Abständen voneinander angeordnet. Auch bei *Pliotrema* hat REGAN (1908) auf seiner Abbildung jene ventrale Zahnreihe dargestellt, sie jedoch im Texte nicht erwähnt. Jedenfalls scheint sie allen Pristiophoriden eigen zu sein. Bei *Sclerorhynchus atavus* SM.-WODW. sind sie bis jetzt nicht beobachtet. Charakteristisch für *Pliotrema* ist außer den sechs Kiemenspalten der gesägte Hinterrand der seitlichen Rostralzähne (REGAN, 1908). Nun besitzt auch eine von DAVIS (1888) als *Trygon ensifer* beschriebene, fossile Form, die aber von JAEKEL als Pristiophoride erkannt wurde (1890, p. 118), Rostralzähne, die auf beiden Seiten gesägt sind (JAEKEL, tab. 6 fig. 13—15). Es dürfte daher nicht ausgeschlossen erscheinen, daß *Pliotrema* zu jener fossilen Form aus dem Tertiär Neuseelands in näherer Beziehung steht.

Bezüglich der Entwicklung der Rostralzähne sei erwähnt, daß diese embryonal nicht senkrecht zur Längsachse des Tieres angelegt werden, wie sie beim Erwachsenen angeordnet sind. Wie meine Schnittserien durch das Rostrum des Embryos von *Pristiophorus nudipinnis* zeigen (Textfig. A *Derr*, Textfig. C *Der*), liegen die Anlagen der Rostralzähne hier mit ihrer Längsachse annähernd in der Längsrichtung des Tieres (Taf. 20 Fig. 57, 58, 59 *Der* u. *Derr*); ihre Spitze ist nach hinten und etwas nach unten gerichtet, ihre Wurzel liegt vorn. Am Seitenrande erstrecken sich die Spitzen der vorderen weit unter der Basis der dahinterliegenden hin (Textfig. C). Es findet demnach das Eindringen des Schmelzepithels von hinten nach vorn in das subcutane Bindegewebe statt. Auf den Schnitten selbst zeigt sich die kolossale Höhe des ersteren (Textfig. C *Ep*), auch hat eine starke Dentinbildung bereits stattgefunden (Textfig. C *De*). Allgemein fand ich auch hier, wie schon JAEKEL (1890) an Dünnschliffen festgestellt hat, daß die Dentinröhrchen von der Pulpahöhle aus in radiärer Richtung das Dentin durchsetzen. Die Pulpahöhle (Textfig. A u. C *Pu*) wird auch embryonal als solche angelegt, so daß wir es ontogenetisch mit „Pulpodentin“ zu tun haben. JAEKEL (1890, p. 93 f.) führt dagegen phylogenetisch die Bildung der Pulpahöhle auf zahlreiche „Vasa“ zurück und meint, daß dementsprechend auch „Vasodentin“ gegenüber den „Pulpodentin“ das Primitivere sei. Dies glaubt er auch gerade bei den Pristiophoriden zeigen zu können, wo er bei seiner fossilen Form, *Prist. suevicus* JAEKEL (tab. 3 fig. 1), fand, „daß die Pulpahöhle noch seitliche Verästelungen treibt und typische Vasa bildet“.

Da jene Hautzähne ohne Zweifel sich phylogenetisch aus Placoidschuppen entwickelt haben, so scheint mir hierdurch die embryonale Lage der Zähne, deren Längsachse mit der des Tieres zusammenfällt, erklärt. Denn auch bei der embryonalen Anlage der Hautzähne ist ebenfalls der eigentliche Zahn (die Krone) zunächst dem Körper angelegt, um sich erst später aufzurichten. Bei den Rostralzähnen der Pristiophoriden hat die Krone eine enorme Ausbildung erfahren (Textfig. A *Der* u. C *Der*), während die Wurzel (die Basalplatte) nur verhältnismäßig schwach ausgebildet ist und auch schon im embryonalen Zustande hinter der Entwicklung der Krone stark zurückbleibt (Textfig. A *Wu*). Die Abbildungen (Textfig. A u. C) zeigen, daß die Rostralzähne gegenüber den Placoidschuppen auch ontogenetisch bereits hoch differenzierte Bildungen sind, nicht allein wegen ihrer besonderen Struktur und Größe, sondern auch in bezug auf ihre Anlage, die tief in das unter dem Corium liegende Bindegewebe, das subcutane Bindegewebe, eingesenkt ist (Textfig. C).

Beachtenswert ist es, daß die Anlagen der Rostralzähne des Seitenrandes bei dem jungen Embryo neben der überaus regelmäßigen Anordnung sämtlich die gleiche Größe und den gleichen Grad der Entwicklung zeigen (Textfig. C), während ich jüngere Anlagen nicht entdecken konnte. Die Zahl dieser Zahnanlagen beim Embryo (Taf. 13 Fig. 6, 7, 8) stimmt nun ungefähr mit der Zahl der größten Zähne, der Zähne erster Ordnung, auf dem Rostrum des erwachsenen Tieres (Taf. 13 Fig. 9, 10) überein. Infolgedessen scheint mir die Annahme berechtigt, daß die ersten Zahnanlagen des Seitenrandes, wie ich sie bei meinem *Prist. nudipinnis*-Embryo fand, nur den Zähnen erster Ordnung entsprechen, die auf dem Rostrum der älteren Tiere in bestimmten Abständen stehen. Da ich keinerlei jüngere Zahnanlagen auf demselben Stadium fand, so müssen die kleineren Rostralzähne bedeutend später angelegt und gebildet werden. Gerade diese letzteren sind im Gegensatz zu den Zähnen erster Ordnung an Größe recht verschieden und zeigen alle Übergänge bis zum einfachen Hautzahne. Sie dienen jedenfalls dem Zahnersatz, und ich stimme darin JAEKEL zu, daß hier der Ersatz der Zähne durch seitliche Wucherung von neuen stattfinden dürfte. In der ventralen Zahnreihe (Taf. 13 Fig. 8) stimmt die Zahl der Anlagen des Embryos mit der Zahl der Zähne der älteren Tiere etwa überein. Bei diesen haben wir also nur Zähne von gleicher Größe.

## Der Nasenflügelknorpel.

Am Nasenflügelknorpel von *Pristiophorus* (Textfig. D) hat das „bogenförmige Hauptstück“ (GEGENBAUR) (*boh*) sowohl vorn wie hinten seine Beziehungen zur Nasenkapsel gelöst. Zugleich zeigt die mediane „breite Knorpelplatte“ (*bkn*) an ihrem hinteren Ende keine Verbindung mehr mit dieser. Ein kleiner Fortsatz ( $\alpha$ ) am Vorderrande derselben dürfte wohl dem „vorderen Fortsatz“ der übrigen Selachier entsprechen. Er wäre dann stark rückgebildet. Ein zweites mehr flächenförmiges Stück ( $\beta$ ) entspringt vom lateralen Teile des „Hauptstückes“. Es hat die Gestalt einer länglich ovalen Schale, die derart in der Nasenöffnung befestigt ist, daß ihre konkave Seite nach vorn gerichtet ist; ihre dorsale Hälfte erstreckt sich in die Nasenhöhle hinein, ihre ventrale ragt frei nach außen. Dieser Knorpel bildet die Stütze der Nasenklappe, die die beiden Nasenöffnungen voneinander trennt (Taf. 13 Fig. 8 *Nkl*). Ihre Ansatzstelle könnte nach ihrer Lage dem hinteren Fortsatz ( $\beta$ ) der anderen Selachier entsprechen. Das Wasser muß nach der Anordnung der Teile auf folgendem Wege über die Riechlamellen streichen:

Beim Vorwärtsschwimmen des Tieres leitet die fast vertikal stehende, vorn konkave Klappe (Taf. 13 Fig. 8 *Nkl*, Textfig. D  $\beta$ ) das Wasser ihrer Vorderseite entlang durch die vordere Nasenöffnung ( $No_1$ ) in die Nasenhöhle. Nachdem es hier die Riechlamellen passiert hat, gelangt es durch die hinter der Klappe gelegene „hintere Nasenöffnung“ ( $No_2$ ) wieder nach außen.

Der Klappenknorpel färbte sich nicht, wie der übrige Schädelknorpel, in Hämatoxylin-Pikrofuchsin blau, sondern intensiv gelb.

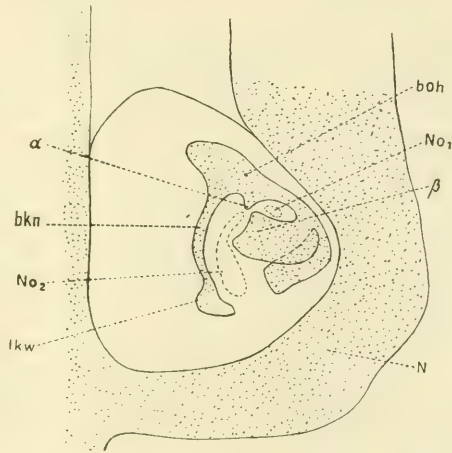


Fig. D. Schematische Rekonstruktion des Nasenflügelknorpels von *Pristiophorus nudipinnis*. 9,2 : 1.

*boh* bogenförmiges Hauptstück. *bkn* mediane Knorpelplatte.  $\alpha$  vorderer Fortsatz.  $\beta$  Nasenklappenknorpel.  $No_1$  vordere (äußere) Nasenöffnung.  $No_2$  hintere (innere) Nasenöffnung. *N* Nasenkapselknorpel.



Da er auch eine ähnliche Faserstruktur wie der Knorpel des Tentakels zeigte, haben wir es allem Anscheine nach auch hier mit elastischem Knorpel zu tun. Bei beiden ist ja das Vorhandensein von elastischen Fasern nach ihrer Funktion leicht begreiflich.

Vergleichen wir nun jene Ausbildung des Nasenflügelknorpels bei *Pristiophorus* mit den Zuständen bei den anderen Selachiern. Es zeigt sich, daß er gerade in wichtigeren Punkten von den meisten Haien abweicht: bei diesen besteht einmal eine feste doppelte Knorpelverbindung mit dem Nasenkapselknorpel. Weiterhin bildet hier der Nasenflügelknorpel einen geschlossenen Ring, wobei die mediale breite Knorpelplatte hinten mit dem „Hauptstück“ und dem Nasenkapselknorpel verwachsen ist (vgl. GEGENBAUR, p. 98 ff. und tab. 22). Ähnliche Zustände wie bei *Pristiophorus* finden sich dagegen bei den Rochen (GEGENBAUR, 1872, p. 100). Die Verbindung des Nasenflügelknorpels mit dem Nasenkapselknorpel hat sich auch hier gelöst, bis auf einen kleineren medialen Teil. Vollständig hat der hintere Abschnitt des Hauptstückes diese Verbindung aufgegeben, und außerdem ist der Ringknorpel nach hinten und medianwärts offen. Nur in der Ausbildung des vorderen und hinteren Fortsatzes, worin schon die einzelnen Species der Gattung *Raja* stark variieren, finden sich bei *Pristiophorus* abweichende Verhältnisse.

Allgemein kann man jedenfalls sagen, daß der Nasenflügelknorpel von *Pristiophorus* in zwei Hauptpunkten Beziehung zu den Rochen zeigt, nämlich insofern, als hier eine Trennung vom Nasenkapselknorpel bereits eingetreten ist, dann aber darin, daß der Nasenring auch hier nach hinten offen ist. In anderen Punkten, wie in der Ausbildung des vorderen und hinteren Fortsatzes sowie in der des Klappenknorpels, zeigt *Pristiophorus* eine in einer anderen Richtung gehende Modifizierung.

#### Der Musculus obliquus inferior.

Auf die Beschreibung der geraden Augenmuskeln und des Musculus obliquus superior an dieser Stelle näher einzugehen würde zu weit führen. Es genügt der Hinweis, daß ihre Insertionsstellen ähnlich wie bei den Rochen liegen. Merkwürdig ist jedoch bei *Pristiophorus* das Verhalten des Musc. obliquus inferior. Er besteht hier aus einer dorsalen und ventralen Partie. Die Ursprungsstelle des dorsalen Teiles liegt an der Hinterseite der präorbitalen Scheidewand, ventral von der des Musc. obliquus superior (Textfig. F; Taf. 22 Fig. 67 *obl. inf.*), da wo die Seitenwand des Schädels vorn in die präorbitale Scheidewand übergeht, also genau

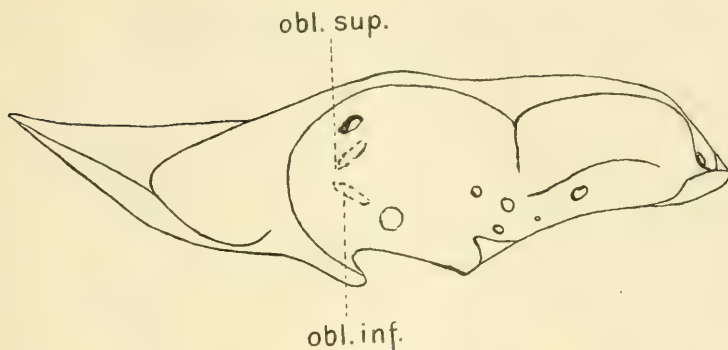


Fig. E.

Schädel von *Acanthias*, schemat. nach GEGENBAUR, mit eingetragenen Insertionen der schrägen Augenmuskeln.

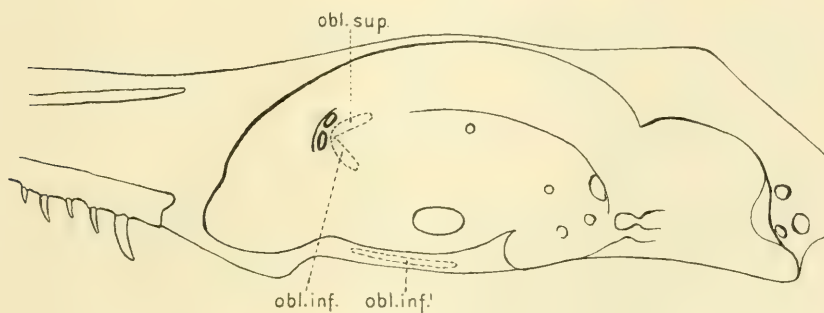
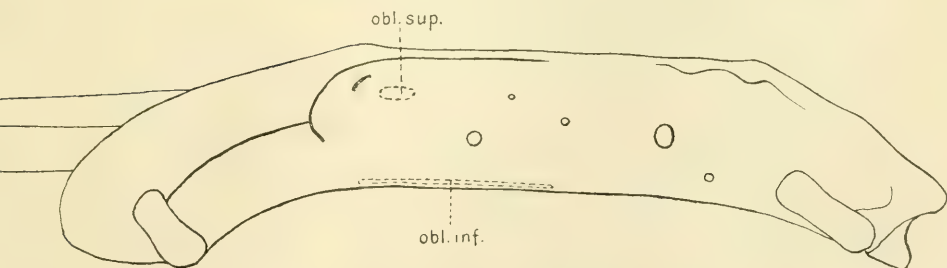


Fig. F.

Schädel von *Pristiophorus*, schemat.

Fig. G. Schädel von *Raja*, schemat. nach TIESING.

*obl. sup* Musculus obliquus superior. *obl. inf* Musculus obliquus inferior.  
*obl. inf'* ventraler Teil des Musculus obliquus inferior bei *Pristiophorus*.

wie bei den Haien<sup>1)</sup> (Textfig. E). Er läuft nun in dem ventralen Teile der Orbita an der Schädelwand hin nach hinten, dann etwas auswärts an der Unterseite des Bulbus hin (Taf. 22 Fig. 68 *obl. inf.*). Hier beginnt er sich mit einem zweiten Muskel, seiner ventralen Partie, zu vereinigen (Taf. 23 Fig. 70 *obl. inf'*). Diese ventrale Portion nimmt in dem vorderen Teile der Orbitalregion auf der ventralen Seite der Basalplatte über der Kiefermuskulatur ihren Ursprung (Textfig. F; Taf. 23 Fig. 69 *obl. inf'*). Sie läuft seitwärts und etwas nach hinten. Am Seitenrande der Basalplatte zieht sie dorsal vom Ramus buccalis hin, wendet sich dann wieder nach unten und gelangt auf die ventrale Seite des ersten Teiles des *Musc. obliquus inferior*. Beide liegen hier dicht zusammen, so daß ihre Fasern nur schwer voneinander zu unterscheiden sind, und inserieren gemeinsam an der Unterseite des Auges (Taf. 23 Fig. 70 *obl. inf.*, *obl. inf'*). Bezüglich der Innervation dieses zweiten Teiles bin ich nicht ganz im klaren, doch glaube ich an der Hand meiner Präparate annehmen zu dürfen, daß er von dem gleichen ventralen Aste des Oculomotorius innerviert wird wie der erste Teil des *Musc. obliquus inferior* (Taf. 23 Fig. 69 *Ocm''*).

Was nun die Funktion dieser ventralen Partie anlangt, so dürfte sie nach der Art ihrer Insertion am Bulbus, dem Verlauf ihrer Fasern, event. auch nach ihrer Innervation eine ähnliche Wirkung ausüben wie der dorsale Teil des *Musc. obliquus inferior*. Daß wir es auch in morphologischer Hinsicht jedenfalls mit einer Partie des *Musculus obliquus inferior* zu tun haben, das zeigt ein Vergleich mit den Rhinoraji, speziell *Raja*. Bei diesen (Textfig. G) finden wir die Ursprungsstelle des *Musc. obliquus inferior* nicht an der prä-orbitalen Scheidewand. Er entspringt vielmehr hier an der Unterseite der Basalplatte als ein dünner flacher Muskel von großer Breitenausdehnung, dessen Wurzelansatz sich über den größten Teil der Orbitalbasis erstreckt (TIESING, 1896, tab. 5 fig. 3). Einen ähnlichen Ursprung hat der Muskel auch bei anderen Rhinoraji. So erwähnt TIESING (1896), daß er auch bei *Rhinobatus* und *Torpedo* von der vorderen unteren Kante der Augenhöhle entspringt.<sup>2)</sup>

Demnach würde *Pristiophorus* in diesem Falle eine Zwischenstellung zwischen Haien und Rochen einnehmen, insofern hier nicht

1) Vgl. hinsichtlich *Mustelus* auch ALLIS (p. 134).

2) CORNING (p. 101) gibt für *Trygon pastinaca* an, daß der *Musc. obliquus inferior* von einer ziemlich ausgedehnten Linie am unteren Rand der knorpligen Orbita entspringt.



der ganze Musc. obliquus inferior ventralwärts gerückt ist, sondern nur ein Teil desselben seine Ursprungsstelle auf die Unterseite der Orbitalbasis verlegt hat.

### Die Wirbel.

Die von mir untersuchten Wirbel entstammen der vorderen Rumpfregeion des erwähnten Spiritusexemplars von *Pristiophorus japonicus*. Ein Wirbel wurde in Celloidin eingebettet und in diesem mittels 10% Salpetersäure in 90% Alkohol entkalkt. Die Schnitte wurden nach der OLT'schen Methode aufgeklebt und in DELAFIELD'schem Hämatoxylin gefärbt.

Schon der äußere Bau stimmt mit den Angaben HASSE's (1879) überein. Als wesentlich ist hervorzuheben, daß die oberen Bogen von den

Wirbelkörpern deutlich abgesetzt sind. Das bezeichnet HASSE (1879, p. 98) als „ein Merkmal, das, wenn es auch nicht ausschliesslich den Plagiostomi tectospondyli eigen ist, doch im Zu-

sammenhang mit alsbald zu erwähnenden Gründen eine Vereinigung mit den Cyclospndyli nicht gestattet.“

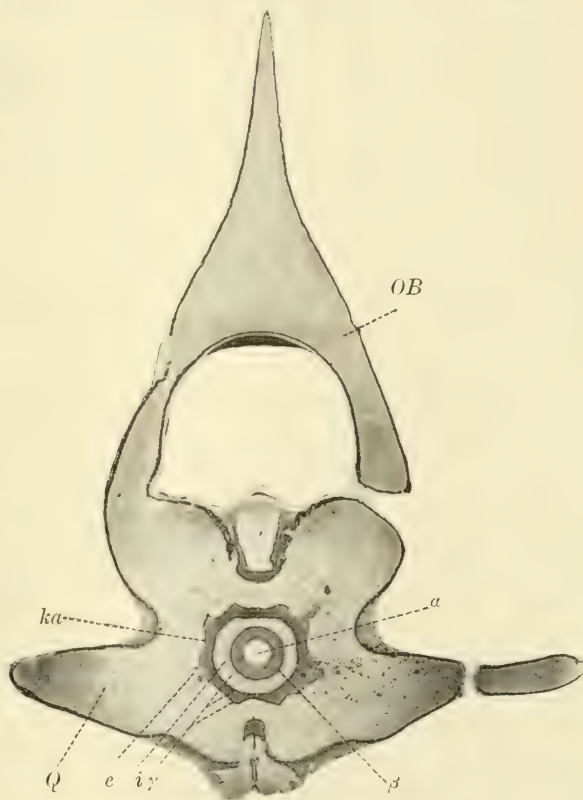


Fig. H. Mikrophotogramm. 1:5.

Querschnitt durch die Mitte eines Rumpfwirbels von *Pristiophorus japonicus*.

α Innenzone. β verkalkte Mittelzone. γ Außenzone.  
e äußere, i innere Schicht der Außenzone. ka Kalkschicht  
der Außenzone. OB Obere Bogen. Q Querfortsätze.

Die Verkalkung stimmt im wesentlichen mit derjenigen überein, wie sie HASSE (1879, p. 99 ff.) für die Schwanzwirbel von *Prist. cirratus* angegeben hat. Der Wirbelkörper zeigt genau dieselben Schichten (vgl. HASSE, 1879, tab. 13 fig. 4): nämlich eine Innenzone (Textfig. H  $\alpha$ ), die im Zentrum des Wirbelkörpers „vorgewuchert“ ist und aus „homogenem Vorknorpel“ besteht, dann die „zum zentralen Doppelkegel verkalkte Mittelzone“ ( $\beta$ ), deren Zellen konzentrisch um die Chorda angeordnet sind, und drittens die stark entwickelte Außenzone ( $\gamma$ ). Letztere zerfällt nochmals in zwei Schichten, eine stärkere innere (Textfig. H  $i$ ) und eine äußere. An der Grenze beider hat sich um die Chorda eine zweite von dem konzentrischen Doppelkegel durchaus unabhängige Kalkschicht ( $ka$ ) gebildet. Sie ist nicht einfach ringförmig, zeigt aber auch nicht auf Querschnitten eine so einfache Rechtecksfigur, wie sie HASSE für *Prist. cirratus* beschreibt, auch weicht sie von der an den Schwanzwirbeln von *Prist. japonicus* angetroffenen Verkalkung (HASSE, tab. 13 fig. 5) dadurch etwas ab, daß sie nicht mehr aus zwei getrennten Abschnitten besteht, sondern bereits wie bei *Prist. cirratus* einen geschlossenen Ring um den Wirbel bildet.

Als typische tectospondyle Wirbel sind sie demnach einmal durch die selbständige Verkalkungsschicht der Außenzone ( $ka$ ) und dann durch das getrennte Aufsitzen der oberen Bogen auf dem Wirbelkörper charakterisiert. HASSE hat nun (1879) nachgewiesen, daß der bei *Pristiophorus* angetroffene Zustand über *Aellopus*, einen fossilen Selachier, der nach JAEKEL (1894) sogar als *Rhinobatide* angesehen werden muß, und *Rhinobatus thouini* zu den übrigen *Rhinobatiden* hinüberführt (HASSE, 1879, p. 104). JAEKEL (1890, p. 110) beurteilt dagegen die Wirbelsäule von *Pristiophorus* anders und kann durchaus keinen wesentlichen Unterschied von *Acanthias*, einem typischen Cyclospondylier, finden. Da er jedoch an seinem trocknen Material lediglich den äußeren Bau der Wirbel beschreibt und ihm entsprechende Dünnschliffe oder Schnittserien zu einer mikroskopischen Untersuchung nicht zur Verfügung standen, so dürften seine Angaben in diesen Punkten nicht allzu schwer ins Gewicht fallen. Jedenfalls hat meine Untersuchung gezeigt, daß auch bei den Rumpfwirbeln von *Pristiophorus japonicus* die für die Tectospondylier charakteristische zweite Verkalkungszone vorhanden ist und daß keine wesentlichen Unterschiede von HASSE's Befunden an *Pristiophorus cirratus* und den Schwanzwirbeln von *Prist. japonicus* zu verzeichnen sind. Es behalten demnach auch die Beziehungen

von *Pristiophorus*, wie sie HASSE hinsichtlich der Wirbelverkalkung zu den Rhinobatiden festgestellt hat, ihre Berechtigung.

Einer irrtümlichen Auffassung JAEKEL'S (1890, p. 110 u. 112) muß ich noch an dieser Stelle entgegentreten, wenn er glaubt, HASSE leite die Pristiophoriden von den Spinaciden ab oder bringe sie überhaupt auch nur zu diesen in nähere Beziehung. Die Besprechung der Pristiophoriden hinter den Spinaciden bei HASSE hat mit einer Verwandtschaft nichts zu tun, auch ein Hinweis auf primitive Cyclospondyliar darf nicht in diesem Sinne gedeutet werden. Denn HASSE sagt ausdrücklich (1879, p. 110): „*Pristiophorus* wird damit von den Cyclospondyli entfernt, und da an eine direkte Verwandtschaft mit den Asterospondyli nicht zu denken ist, so ist ein unmittelbarer Anschluss nur an Formen, welche den Notidaniden nahe standen, möglich und diese sind dann die Stammformen der ganzen Gruppe.“

### Der Schultergürtel.

Auf der Ventralseite sind beide Hälften des Schultergürtels von *Pristiophorus* fest miteinander verbunden, und an keiner Stelle findet sich eine dünnere oder weichere Knorpelpartie, wie es GEGENBAUR (1865) für die Haie angibt. In der Medianlinie bildet vielmehr der hintere Teil der ventralen Knorpelmasse einen starken dicken Stab, der wohl dem gesamten ventralen Knorpelbalken der Rochen entspricht (Taf. 16 Fig. 27 *vB*). Nach vorn ist er dagegen in eine dünnere, breite, nach oben etwas konkave Knorpelplatte (*pl*) ausgezogen. An der Seite des Schultergürtels, etwa in der Mitte zwischen dem äußeren Nervenforamen und der ventralen Medianlinie, findet sich an der vorderen Kante die Stelle, an die sich der hinterste Kiemenbogen anlehnt (Taf. 16 Fig. 26 *ki*). Zur Ausbildung eines Gelenkkopfes oder einer Gelenkpfanne ist es an diesem Punkte nicht gekommen, und die betreffende Stelle ist nur als flache Vorwölbung sichtbar. Der obere Abschnitt des Schultergürtels ist relativ lang (Taf. 16 Fig. 25 *lv*) und endigt frei, ohne mit Fortsätzen der Wirbelsäule in Beziehung zu treten, und besteht aus bedeutend weicherem Knorpel. Die Abgliederung eines besonderen Knorpelstückes wie bei *Acanthias* findet nicht statt.

Interessant ist die Gelenkbildung für die Flosse bei *Pristiophorus*. Es finden sich drei deutlich ausgeprägte Gelenkköpfe, die auf einer etwas schwächer abgesetzten Leiste sitzen (Taf. 16 Fig. 26 *gl*). Letztere liegt nicht horizontal, sondern ist von hinten nach vorn etwas dorsalwärts verschoben, auch erscheint sie etwas nach hinten



gerückt, so daß der hinterste Gelenkkopf auf den Hinterrand des Schultergürtels zu liegen kommt (Taf. 16 Fig. 25 u. 26  $g_3$ ). Der mittlere Gelenkkopf ( $g_2$ ) ist am stärksten ausgebildet und setzt sich oben und unten in eine Leiste fort, die allmählich in den Hinterrand übergeht (Taf. 16 Fig. 26  $la$ ). Die Innenseite des Schultergürtels ist konkav und durch eine scharfe dorsale und eine stumpfere ventrale Längskante von der Hinterseite abgesetzt (Taf. 16 Fig. 27  $ll$ ). An der Außenseite des Schultergürtelknorpels fand ich zwischen 1. und 2. Gelenkköpfe, und zwar etwas nach vorn verschoben, das dorsale und ventrale Austrittsloch ( $o. u$ ) für die Flossenerven, von denen der obere den „Heber“, der untere den „Senker“ der Flosse innerviert. An der Innenseite des Schultergürtels vereinigen sich die Kanäle beider in einer gemeinsamen Grube ( $c$ ). Auch zwischen dem mittleren und hinteren Gelenkköpfe öffnet sich ein Nervenkanal. Er liegt nur auf der ventralen Seite ( $u'$ ). Seine hintere Eintrittsöffnung ( $c'$ ) ist bedeutend kleiner als die des erstgenannten Kanals.

Demnach unterscheidet sich *Pristiophorus* in wesentlichen Punkten von den Haien. Einmal ist bei letzteren die Verbindung der beiderseitigen Schultergürtelknorpel an der ventralen Seite sehr dünn und weich.\* Ferner besitzen die meisten Haie, wie etwa *Acanthias*, eine gelenkartige Verbindung des hintersten Kiemenbogens mit dem Schultergürtel, in Gestalt von drei halbkugligen Vorragungen, die zusammen einen Längswulst bilden (GEGENBAUR, 1865, tab. 4 fig. 9  $bk$ ). Der größte Unterschied besteht jedoch in der Ausbildung des Flossengelenkes. Es ist bei den meisten Haien eine einfache Leiste, und nur bei *Acanthias* und *Rhina squatina* findet sich ein einziger gelenkkopfartiger Vorsprung, der bei *Rhina* die ganze Flosse, bei *Acanthias* nur einen Teil derselben trägt, während eine Leiste lateralwärts vom Gelenkkopf das vordere Basalstück der Brustflosse trägt. Schließlich fehlt noch bei den Haien ein zweiter Nervenkanal (GEGENBAUR, 1865).

Demgegenüber finden wir verschiedene wichtige Übereinstimmungen mit den Rhinobatiden. Die starke konkave Innenseite des Schultergürtelknorpels von *Rhynchobatus* ist bei *Pristiophorus* schon angedeutet. Vor allem aber ist bei *Rhynchobatus* eine horizontale Leiste vorhanden, auf der 3 Gelenkköpfe sitzen, also eine wesentliche Übereinstimmung mit *Pristiophorus*, nur daß bei letzterem die Leiste etwas schräg gestellt ist. Auch bei *Rhynchobatus* finden sich die äußeren Öffnungen ( $o. u$ ) (GEGENBAUR, 1865, tab. 4 u. 5) zwischen dem 1. und 2. Gelenkköpfe und münden auch an der Innenseite in

eine gemeinsame Grube. Außerdem führen hier zwischen dem 2. und 3. Gelenkkopfe 2 Kanäle durch den Schultergürtelknorpel, die sich ebenfalls auf der Innenseite zu einem einzigen vereinigen. Dieser letzte Kanal fehlt, wie wir gesehen haben, vollständig bei den Haien, dagegen fand sich bei *Pristiophorus* der untere Teil desselben vor. Von dem Verhalten von *Ithyobatus* sind nach GEGENBAUR (1865, p. 82 ff.) die weitergehenden Modifikationen bei den anderen Rhinoraji abzuleiten.

Zum Schluß muß ich noch kurz auf die Verbindung des Schultergürtels mit der Wirbelsäule zu sprechen kommen. Bei Haien und *Pristiophorus* fehlt sie. Aber auch bei den Rhinoraji kommt sie lediglich dadurch zustande, daß von der die ersten Wirbel verbindenden Knorpelmasse Fortsätze nach der Seite und nach unten ausgehen, an denen die dorsalen Enden des Schultergürtels articu-lieren, ohne daß es jedoch zu einer besonders starken Verlängerung des letzteren gekommen ist.

#### Die Hautsinnesorgane.

Die einzige Arbeit, in der ich einige Bemerkungen über die Sinneskanäle und LORENZINI'schen Ampullen von *Pristiophorus* fand, ist die von GARMAN (1888). Er hat die Betrachtung der Sinneskanäle ohne Rücksicht auf die Art ihrer Innervation durchgeführt und sie auch dementsprechend benannt. Gleichwohl ist seine Arbeit, die noch zahlreiche andere Selachier behandelt, als eine der ersten über diesen Gegenstand von grundlegender Bedeutung. Am Schluß seiner Arbeit sucht er denn auch die Anordnung der Sinneskanäle in systematischer Hinsicht zu verwerten. Wenn er hierin vielleicht auch etwas zu weit geht, so dürfte gleichwohl aus seiner Arbeit hervorgehen, daß die Anordnung der Kanäle von einem gewissen systematischen Wert ist. Später ist man dazu gelangt, für die Sinneskanäle eine mehr natürliche Einteilung und Benennung nach der Art ihrer Innervation zu schaffen. Auf diese Benennungen treffen wir denn auch in den Arbeiten von EWART (1895) und ALLIS (1902); sie sind schließlich auch in die größeren Lehrbücher übergegangen, wie GEGENBAUR (1898) u. A. Gleichwohl hat GODDRICH (1908) wieder auf die alte Benennung GARMAN's zurückgegriffen. Ich schließe mich, wie ich es für *Pristis* getan habe, an EWART und ALLIS an.

Der Supraorbitalkanal beginnt dorsal da, wo der Infraorbitalkanal auf die ventrale Seite tritt, etwa an der Grenze von

Orbital- und Labyrinthregion (Taf. 14 Fig. 16 *Supr. C<sub>1</sub>*), krümmt sich, wie auf der Abbildung zu sehen ist, medianwärts und bildet hier um den dorsalen Rand des Auges eine konkave Schleife, um dann unmittelbar vor diesem in gerader Richtung zum vorderen Ende des Rostrums zu verlaufen (Taf. 14 Fig. 16 *Supr. C<sub>2</sub>*). Für diese beiden ersten Unterabteilungen des Supraorbitalkanals können wir die Benennungen GARMAN's beibehalten: die Krümmung dorsal vom Auge würde dann dem Cranialkanal, der daran anschließende vordere Teil dem Rostralkanal entsprechen.

Ein merkwürdiges Verhalten zeigt der ventrale Teil des Supraorbitalkanals, der dem Subrostralkanal GARMAN's entspricht, ein Verhalten, das von dem der übrigen Selachier vollständig abweicht. Hinten beginnt er an der Stelle (Taf. 14 Fig. 17 *Supr. C<sub>5</sub>*), wo sich der Infraorbitalkanal in fast rechtem Winkel medianwärts wendet, und setzt den lateralen Schenkel desselben nach vorn unter kurzer Krümmung fort. Er verläuft hier nach vorn in einer flachen, allmählich tiefer werdenden Rinne des lateralen Nasenknorpels (Taf. 22 Fig. 64, 65 *Supr. C<sub>3</sub>*). Vor der Nasenkapsel behält er zunächst diesen lateralen Verlauf in einer flachen Rinne an der Ventralseite der lateralen Knorpelstücke bei (Taf. 20 Fig. 59, 58 *Supr. C<sub>3</sub>*). Plötzlich durchsetzt er jedoch in dem oben erwähnten Kanal in fast senkrechter Richtung die laterale Knorpelmasse und mündet in den dorsalen Supraorbitalkanal (Taf. 20 Fig. 57, Taf. 14 Fig. 17 *dv. com*). Auf den folgenden Schnitten fehlt nun der Supraorbitalkanal. Doch ist er weiter vorn wieder vorhanden, zwar nicht als Kanal, sondern, wie ein Sagittalschnitt zeigt (Textfig. A *Supr. C<sub>4</sub>*, Taf. 13 Fig. 8 *Supr. C<sub>4</sub>*), als einzelne Sinnesorgane, von denen jedes seine eigene ausführende Röhre besitzt und von einem eigenen Nervenästchen innerviert wird. An der Spitze des Rostrums zeigt dieser nochmals eine Vereinigung mit dem dorsalen Supraorbitalkanal. Ersterer rückt hier am Seitenrande der Knorpelmasse aufwärts und geht in den dorsalen Supraorbitalkanal über (Taf. 13 Fig. 18 *Supr. C<sub>5</sub>*). Wir haben es also mit einem Auflösen des größten Teiles des ventralen Supraorbitalkanals in einzelne Kammern für je ein Sinnesorgan zu tun. Dieses abweichende Verhalten dürfte auf das Auftreten der ventralen Reihe von Rostralzähnen zurückzuführen sein; denn die Sinnesorgane des ventralen Supraorbitalkanals liegen hier direkt zwischen den einzelnen Zähnen und alternieren mit diesen (Taf. 14 Fig. 17, Textfig. A). Was nun die beiden Kommunikationen mit dem dorsalen Supraorbitalkanal anlangt, so dürfte die am vorderen



Ende gelegene (*Supr. C<sub>5</sub>*) als die phylogenetisch ältere anzusehen sein, die eben der Kommunikation der anderen Selachier entspricht. Die zweite, unmittelbar vor der Nasenkapsel gelegene Kommunikation (*dv. com*) ist dann nur als eine sekundäre Bildung aufzufassen. Mit den Angaben von GARMAN stimmt mein Befund nicht ganz überein. Auf tab. 22 fig. 2 zeichnet er den ventralen Supraorbitalkanal als einen zusammenhängenden Kanal, der bis zur Spitze des Rostrums verläuft. Gleichwohl erwähnt er im Texte, daß „Praenasal-“ und „Subrostralkanal“ sehr lang sind, er sie aber nicht bis an das Ende des Rostrums verfolgen konnte.

Die Zahl und Anordnung der Sinnesorgane bietet besonders in der Orbitalregion und im Gebiete der Nasenkapsel einiges Interesse, während auf dem Rostrum selbst gleichmäßige Verhältnisse herrschen. Vom Beginn des Supraorbitalkanals am Infraorbitalkanal bis zur präorbitalen Scheidewand fand ich 11 Sinnesorgane, die hinten relativ dicht stehen, vorn allmählich etwas auseinanderücken. Zu ihm gehören ebenso viele ausführende Röhren, die den Kanal mit der Oberfläche verbinden. Im hinteren Teile des Kanals steht ihre innere Öffnung gerade über je einem Sinneshügel, weiter nach vorn rücken sie allmählich von den Sinnesorganen weg, und die innere Mündung jedes Röhrchens liegt nun in der Mitte zwischen je 2 Sinnesorganen. Die Röhrchen selbst sind nach hinten gerichtet, und es münden ein die 6 hintersten auf der medialen, die übrigen auf der lateralen Seite des Supraorbitalkanals. In der Partie vom Vorderrande der Orbita bis zur hinteren Kommunikation mit dem ventralen Supraorbitalkanal fand ich etwa 8 Sinnesorgane und ebenso viele Röhren. Sie liegen in bedeutend größeren Abständen voneinander, und auch die ausführenden Röhren sind bedeutend länger; ihre innere Mündung liegt direkt über den Sinneshöfen. Auch sie besitzen einen nach hinten gerichteten Verlauf und münden auf der lateralen Seite des Supraorbitalkanals.

Die Zahl der Sinnesorgane und ausführenden Röhren der sekundären Kommunikation mit dem ventralen Supraorbitalkanal konnte ich nicht genau feststellen. Auf dem Verbindungsstück zählte ich etwa 3—4 ausführende Röhren, die nach hinten und der Seite gerichtet sind. Auf dem rostralen Teile finden wir ähnliche Verhältnisse wie eben für den cranialen Teil beschrieben. Die Sinnesorgane liegen noch weiter auseinander, die ausführenden Röhren laufen nach hinten und lateralwärts.

Charakteristisch für den dorsalen Teil des Supraorbitalkanals ist

die Wandung. Sie besteht bei dem *Pr. nudipinnis*-Embryo aus fibrillärem vielzelligem Bindegewebe, das jedenfalls aus dem Corium abgeleitet werden muß, mit dem es hier im histologischen Bau übereinstimmt. Ein ähnliches Gewebe beschreibt EWART (1895) für den dorsalen Supraorbitalkanal von *Raja* als „cutaneous type“ und bildet es auch ab (tab. 13 fig. 8).

Der ventrale Teil des Supraorbitalkanals besitzt bis zur sekundären Kommunikation etwa 8 Sinnesorgane und ebenso viele ausführende Röhren (Taf. 14 Fig. 13 *Supr. C<sub>3</sub>*), die lateral und nach hinten ausmünden. Ihre innere Mündung liegt anfangs zwischen je zwei Sinnesorganen, weiter nach vorn direkt über diesen. Auf dem eigentlichen rostralen Teil hat sich, wie oben schon erwähnt, der Kanal in seine einzelnen Sinnesorgane aufgelöst, von denen jedes in einer eigenen Kammer (Textfig. A *Supr. C<sub>1</sub>*) liegt und seine eigene ausführende Röhre besitzt. Diese haben einen relativ kurzen Verlauf und münden etwas seitlich und nach hinten an der ventralen Seite aus. Dem ventralen Supraorbitalkanal ebenso wie den ihm entsprechenden einzelnen Sinnesorganen fehlt jene fibrilläre Bindegewebswand, wie sie für den dorsalen Teil typisch ist. Wir finden den Kanal vielmehr in das unter dem Corium liegende lockere Bindegewebe eingesenkt, und zwar besonders auf dem rostralen Teile, während er im Gebiete der Nasenkapsel von einem dünnen, aber straffen Bindegewebe umgeben ist, das zu dem Corium in Beziehung steht.

Vergleichen wir den Verlauf und die Anordnung der Röhren und Sinnesorgane mit dem Verhalten der anderen Selachier: Wie das Neurocranium, so zeigt auch das Verhalten der Sinnesorgane bei den Galeoidei derartige Abweichungen, daß es überflüssig erscheint, sie hier zum Vergleiche heranzuziehen. Ich verweise hier nur auf die Arbeit von ALLIS (1902), der die Hautsinnesorgane von *Mustelus* behandelt hat. Größere Ähnlichkeit besitzt *Pristiophorus* dagegen mit *Acanthias*, den Spinaciden also, und den rostrumtragenden Rochen andererseits. Auch bei *Acanthias* und *Raja* besitzt der craniale Teil des Supraorbitalkanals (GARMAN, 1883, EWART, 1895) eine geringe nach dem Außenrande hin konkave Krümmung. Eine Angabe über das Verhalten der Sinneshögel und ausführenden Röhren konnte ich für *Acanthias* nicht finden; dagegen zeigt *Raja* ähnliche Verhältnisse wie *Pristiophorus*, insofern als auch hier die hintersten Röhren auf der medialen Seite ausmünden, die übrigen dann auf der lateralen Seite des Supraorbitalkanals. Nirgends kommt es bei

*Raja* zur Ausbildung von komplizierten, sich verästelnden und miteinander kommunizierenden Röhren. Ja im Gegensatz zu *Pristiophorus* fehlen hier die Röhren auf dem vorderen Teile des Rostrums überhaupt. Bei *Pristis* zeigen jene Röhren sogar, wie oben erwähnt, ein komplizierteres Verhalten, indem sie sich verästeln und miteinander kommunizieren. Für den ventralen Teil des Supraorbitalkanals von *Pristiophorus* finde ich schon darin eine Übereinstimmung mit den Rochen und eine Abweichung von den Haien, daß der Kanal ganz auf der ventralen Seite verläuft und nicht wie bei den Haien am lateralen Rande. Für das Auflösen des rostralen Teils des ventralen Supraorbitalkanals in einzelne Kammern fand ich weder bei den Haien noch auch den Rochen ähnliche, ein Zeichen dafür, daß wir es bei *Pristiophorus* hier mit einer sekundären Modifikation zu tun haben. Eine weitere Abweichung von den Rochen besteht darin, daß es bei *Pristiophorus* nicht zur Ausbildung jener ventralen Schleife kommt. Ferner ist *Raja* von *Pristiophorus* dadurch verschieden, daß das hintere Ende des ventralen Supraorbitalkanals, der bei *Pristiophorus* (vgl. Taf. 14 Fig. 17 *Supr. C<sub>3</sub>*) ähnlich wie bei *Acanthias* in den nasalen Teil des Supraorbitalkanals mündet und sich in den Orbito-Nasalkanal GARMAN'S fortsetzt, bei *Raja* bereits vor dem Orbito-Nasalkanal lateralwärts in den ventralen Teil der suborbitalen Schleife mündet (EWART, 1895 fig. 7). Dagegen scheint bei *Rhynchobatus* (vgl. die Abbildung GARMAN, 1888) und auch bei *Pristis*, wie ich oben zeigen konnte, ein ähnlicher Zustand zu herrschen wie bei *Pristiophorus*, indem der hintere Teil des ventralen Supraorbitalkanals nicht in die suborbitale Schleife mündet, sondern in den medial gelegenen Teil (nasalen Kanal GARMAN'S) des Infraorbitalkanals (Taf. 14 Fig. 15 *Sup. C<sub>3</sub>*). In der Art der Wandung zeigt *Pristiophorus* ebenfalls Übereinstimmung mit den Rochen, insofern auch letztere eine ähnliche Wandung aus fibrillärem Bindegewebe im dorsalen Teile des Supraorbitalkanals besitzen und also den „cutaneous or dorsal type“ EWART'S (1895, p. 58) repräsentieren. Jener Typus ist eben dadurch ausgezeichnet, daß der Kanal ein engeres Lumen besitzt, fast im Corium und in enger Lagebeziehung zum Knorpelschädel liegt. Während nun EWART für *Raja* angibt (p. 58), daß eben jene Wand aus „fibro-cartilage“ besteht, konnte ich bei dem *Pr. nudipinnis*-Embryo in jenem Bindegewebe keine Knorpelzellen entdecken. Der ventrale Teil des Supraorbitalkanals zeigt den ventralen oder „subcutaneous“ type EWART'S,



der ohne Beziehung zum Knorpelcranium und tief in das Unterhautbindegewebe eingebettet ist.

Die gesamte Innervation des Supraorbitalkanals wird besorgt durch die Facialisfasern des Ramus ophthalmicus superficialis. Er tritt mit den anderen Trigeminusästen durch das Foramen trigemini nach außen (Taf. 15 Fig. 20 *Tr*; Taf. 24 Fig. 75, vgl. S. 268), läuft an der ventralen Seite des Orbitaldaches nach vorn und beginnt hier nacheinander etwa 9 Ästchen abzugeben, die einzeln das Orbitaldach durchbrechen und mit ein oder zwei Ausnahmen je ein Sinneshügel des dorsalen Supraorbitalkanals innervieren (Taf. 23 Fig. 70, 71; Taf. 15 Fig. 19 *φ*). Zugleich mit diesen sensorischen Fasern treten auch Nervenfasern aus, die das umgebende Gewebe der dorsalen Oberfläche versorgen. Auch während seines Verlaufes im Präorbitalkanal gibt der Nerv zunächst noch 5 Ästchen ab (Taf. 22 Fig. 65 *φ*), die das dorsale Dach durchsetzen und den Supraorbitalkanal innervieren. Mit dem Auftreten der oben erwähnten Lücke in dem Dache der Nasenkapsel findet die Innervation des Sinneskanals direkt statt (Taf. 20 Fig. 59 *fon*). Aus ihrem Vorderrande tritt dann der Nerv auf die dorsale Rinne des Rostrums, und von jetzt ab liegt der Supraorbitalkanal auf dem ganzen Rostrum direkt dorsal vom Nerven. Gleichzeitig sind auch die Fasern des Ophthalmicus profundus und Ophthalmicus superficialis eine derartig enge Lagebeziehung zueinander eingegangen, daß sie nicht mehr voneinander zu unterscheiden sind; sie sind von einer gemeinsamen Bindegewebshülle umgeben (Taf. 20 Fig. 58 *R. Oph*).

Was den ventralen Teil des Supraorbitalkanals anlangt, so wird er, wie bereits oben erwähnt, von einem größeren Aste des *R. ophthalmicus* in seinem hintersten Teile innerviert, dem Ramus ethmoidalis GEGENBAUR's. Er zweigt in der Nasenhöhle vom Ramus ophthalmicus superficialis ab (Taf. 22 Fig. 64 *R. Eth*), läuft vorwärts und seitwärts nach dem Vorderende der Nasenhöhle, um sich hier zu verästeln (Taf. 20 Fig. 59, Taf. 14 Fig. 13 *R. Eth*). Die 4 Ästchen dringen einzeln durch die laterale und vordere Wand der Nasenkapsel auf die ventrale Seite und innervieren hier die 6 hintersten Sinnesorgane des ventralen Supraorbitalkanals. Die Versorgung der weiteren Sinneshügel sowie der einzelnen Sinneskammern, in die sich der Kanal vor der sekundären Kommunikation aufgelöst hat, findet derart statt, daß sich einzelne Ästchen vom Ramus ophthalmicus lösen, in fast lateraler und ventraler Richtung durch die paarige Knorpelwand dringen und auf der ventralen Seite dann die einzelnen

Sinneshügel innervieren (Taf. 20 Fig. 57, 58, Textfig. A *R. Oph'*). Da wo sich der Kanal in einzelne Sinneskammern mit je einem Sinneshügel aufgelöst hat, wird jedes Sinnesorgan von einem eigenen Nerven innerviert.

Betrachten wir nunmehr das Innervationsgebiet des Ramus ethmoidalis bei verschiedenen Haien und Rochen, so sehen wir, daß er bei *Raja* (EWART, 1895) den ganzen ventralen Teil des Supraorbitalkanals innerviert, bei *Mustelus* (ALLIS, 1902) nur den hinteren Teil, Organ 1—16, bis zur Spitze der Nasenkapsel, der übrige Teil wird hier von Ästchen innerviert, die vom *R. ophthalmicus superficialis* einzeln auf die ventrale Seite treten. Ähnlich verhält sich *Somniosus* (EWART, 1895). Bei *Pristis* (S. 270) sind die Verhältnisse, wie wir gesehen haben, sehr abweichend, ein Ramus ethmoidalis existiert hier nicht mehr, da das Innere der Nasenkapsel durch eine sekundäre Scheidewand vollständig von dem Präorbitalkanal getrennt ist. Die ihm entsprechenden Nervenäste (Taf. 14 Fig. 11, 12i—h) treten einzeln über oder vor der Nasenkapsel auf die ventrale Seite. Allgemein kann man jedenfalls sagen, daß der Ramus ethmoidalis der Rochen trotz seines verschiedenen Verlaufes dem der Haie entspricht; denn er innerviert stets einen kleineren oder größeren Teil des ventralen Supraorbitalkanals, und zwar immer den hintersten Teil desselben.

Der Infraorbitalkanal beginnt auf der dorsalen Seite des Tieres kurz vor dem Hinterrande des Auges, da wo der Supraorbitalkanal sich nach hinten in den Lateralkanal fortsetzt (Taf. 14 Fig. 16 *Inf. C<sub>1</sub>*). Der Kanal (Taf. 24 Fig. 75 *Inf. C<sub>1</sub>*) wendet sich zunächst lateral und nach hinten, gleichzeitig ventralwärts am Hinterrande des Auges entlang, als Orbitonasalkanal GARMAN'S. Nachdem er den ventralen hinteren Rand des Auges erreicht hat (Taf. 14 Fig. 17 *Inf. C<sub>2</sub>*, Taf. 23 Fig. 72 *Inf. C<sub>2</sub>*), läuft er zunächst auf der dorsalen Seite des fibrillären Bindegewebsstranges (vgl. S. 305) des Seitenrandes nach vorn (Taf. 23 Fig. 71, 70, 69 *Inf. C<sub>2</sub>*) und zugleich am unteren Augenrande entlang bis etwa zur vorderen Orbitalwand (Taf. 14 Fig. 17 *Inf. C<sub>3</sub>*, Taf. 14 Fig. 13 *Inf. C<sub>3</sub>*). Hier wendet er sich unter spitzem Winkel wieder nach hinten und rückt zugleich auf die ventrale Seite, um hier mit dem Hyomandibularkanal zu kommunizieren (Taf. 14 Fig. 17, Taf. 14 Fig. 13, Taf. 23 Fig. 69 *Inf. C<sub>3</sub>*), der die alte Richtung des Infraorbitalkanals nach hinten fortsetzt. Dieser wendet sich selbst von neuem nach vorn (*Inf. C<sub>4</sub>*), läuft zunächst seinen ersten Schenkeln, die die suborbitale Schleife

bilden, parallel, wendet sich jedoch gleichzeitig etwas medial auf der ventralen Seite des fibrillären Bindegewebsstranges bis etwa zum hinteren Rande der Nasenöffnung (*Inf. C<sub>5</sub>*, Taf. 22 Fig. 66 *Inf. C<sub>5</sub>*). Hier kehrt er unter fast rechtem Winkel medianwärts, während der ventrale Supraorbitalkanal (*Supr. C<sub>3</sub>*) seine alte Richtung fortsetzt. An dem hinteren Rande der Nasenöffnung läuft er unter stumpfem Winkel wieder nach hinten (Taf. 14 Fig. 17 *Inf. C<sub>6</sub>*, Taf. 22 Fig. 67, 68 *Inf. C<sub>6</sub>*), bis er die Medianlinie der Schädelbasis erreicht (Taf. 22 Fig. 67, 68 *Inf. C<sub>7</sub>*), wo er sich mit dem der anderen Seite zu einem unpaaren medianen Kanal vereinigt, der nun genau in der Medianebene der Schädelbasis nach vorn zieht. In der Höhe des Hinterandes der Nasenkapsel trennen sich beide (Taf. 14 Fig. 17 *Inf. C<sub>8</sub>*, Taf. 22 Fig. 66 *Inf. C<sub>8</sub>*), laufen etwas lateralwärts an der Unterseite der Schädelbasis, meist in einer flachen Rinne des Basalknorpels (Taf. 22 Fig. 65, 64 *Inf. C<sub>8</sub>*), bis sie am vorderen Ende der Nasenkapsel in die ventrale Rostralfurche rücken (Taf. 20 Fig. 52, 58, 57), hier in einer Lage ventral vom Ramus buccalis bis an das Ende des Rostrums verlaufend (vgl. auch Taf. 14 Fig. 17, Taf. 14 Fig. 12). Der Befund eines unpaaren medianen Kanals an der ventralen Seite stimmt mit den Angaben von GARMAN (1888, p. 87) nicht überein. Er sagt: „In front of the mouth the canal is turned back, it has a moderate nasal curve, and does not connect with its fellow to form a median.“ Es könnte ja eventuell jener abweichende Befund auf der Untersuchung einer anderen *Pristiophorus*-Species durch GARMAN beruhen. Auf alle Fälle kann jedoch jener Punkt nicht für eine etwaige Verwandtschaft mit *Acanthias* in Betracht kommen, wie es eben GARMAN will, da bei dieser Form ein Mediankanal fehlt. Der erste Teil des Kanals von seinem Ursprung am Lateralkanal (*Inf. C<sub>2</sub>*) bis zur Kommunikation mit dem Hyomandibularkanal (Taf. 14 Fig. 17 (*Inf. C<sub>1</sub>*) mitsamt der suborbitalen Schleife, der dem Orbital- und Suborbitalkanal GARMAN's entspricht, repräsentiert den englumigen „dorsal or cutaneous type“ EWART's, dessen Wände aus dichtem fibrillärem Bindegewebe bestehen, das aus dem Corium her abzuleiten ist. Von der Stelle ab (*Inf. C<sub>2</sub>*), wo der Kanal den Rand des fibrillären Bindegewebsstranges (*Bstr*) erreicht, tritt seine Wandung in enge Beziehung zu diesem, ja die ganze suborbitale Schleife rückt in ihn hinein (*Inf. C<sub>3</sub>*—*Inf. C<sub>4</sub>*).

Die Zahl der Sinnesorgane mit ausführenden Röhren im orbitalen Teil GARMAN's konnte ich nicht genau feststellen, anscheinend entspricht hier jedem Sinnesorgan eine ausführende Röhre, die nach



hinten verlaufen und austreten; besonders in der mittleren Partie fand ich die Röhren auffallend kurz. Die eigentliche suborbitale Schleife vom hinteren Augenrande bis zur Kommunikation mit dem Hyomandibularkanal zeigt etwa 13—14 Sinneshögel und ebensoviel ausführende Röhren, die lateral und nach hinten verlaufen (Taf. 14 Fig. 13 R<sub>ö</sub>). Der ventrale Schenkel der Schleife (*Inf. C<sub>5</sub>—Inf. C<sub>4</sub>*) hat ein besonders kleines Volumen und verläuft vollständig in dem fibrillären Bindegewebsstrang des Seitenrandes. An ihm konnte ich 4—5 Sinnesorgane und ebensoviel ausführende Röhren zählen. Die folgende Partie bis zur Kommunikation mit dem ventralen Supra-orbitalkanal (Taf. 14 Fig. 13 *Inf. C<sub>5</sub>*), die dem Orbitonasalkanal GARMAN's entspricht, verläuft an der ventralen Seite des fibrillären Bindegewebes, schon etwas außerhalb derselben, und nur seine laterale Hälfte liegt in dieser. Sein Lumen ist bedeutend größer. Im ganzen konnte ich hier 6 Sinnesorgane zählen und ebensoviel ausführende Röhren, die nach hinten und medianwärts gerichtet sind. Der an den Orbitonasalkanal anschließende Teil trennt sich unter fast rechtem Winkel von diesem, während die alte Richtung vom Supraorbitalkanal fortgesetzt wird. Er entspricht bis zur Vereinigung mit dem der anderen Seite (Taf. 14 Fig. 13 *Inf. C<sub>7</sub>*) dem Nasalkanal GARMAN's. In dem lateralen, etwas gewellten Teile enthielt er 7 Sinnesorgane und ebensoviele direkt nach hinten verlaufende Röhren, von denen die medialste die längste ist. In dem nun folgenden nach hinten gerichteten Abschnitt zählte ich bis zum Mediankanal 9 Sinnesorgane mit der entsprechenden Zahl von Röhren, die nach der Mitte hin ständig an Größe zunehmen und direkt nach hinten gerichtet sind. Der mediane, unpaare Kanal (*Inf. C<sub>7</sub>—Inf. C<sub>8</sub>*) besitzt drei doppelte Sinnesorgane, die jedenfalls auf die Entstehung dieses Teiles aus 2 Kanälen zurückzuführen sind. Dagegen fand ich hier nur 2 unpaar ausführende Röhren, die hintereinander in der Medianebene auf der ventralen Seite des Kanals nach hinten ausmünden (Taf. 14 Fig. 13). Am pränasalen Teil, der bis zum Eintritt in die Buccalisrinne des Rostrums reicht, finden sich 9 Sinnesorgane, ihre ausführenden Röhren laufen nach hinten und außen. Von hier zieht nun der Kanal in gerader Richtung nach vorn und endet an der Spitze des Rostrums blind. Die Röhren münden auch auf dem Rostrum medianwärts und nach hinten auf der ventralen Seite. Ihre Zahl entspricht der der Sinnesorgane.

Ziehen wir nun die bei anderen Haien und Rochen gefundenen Verhältnisse zum Vergleiche heran. Hinsichtlich des abweichenden

Verhaltens von *Mustelus*, der ja für eine eventuelle Verwandtschaft nicht in Betracht kommt, verweise ich wiederum auf ALLIS (1902). *Somniosus* (EWART, 1902) unterscheidet sich im wesentlichen darin von *Pristiophorus*, daß eine dorsale Kommunikation des Infraorbitalkanals mit dem Lateralkanal unterblieben ist und diese blind endigen. Eine suborbitale Schleife oder auch nur eine Andeutung derselben fehlt, doch zeigt auch hier die orbito-nasale Partie (EWART, 1895, tab. 1) dieselbe Richtung wie der ventrale Supraorbitalkanal und der Hyomandibularkanal und stimmt auch in der relativen Größe etwa mit *Pristiophorus* überein. Im nasalen Teil läuft er jedoch direkt medial und vorwärts und vereinigt sich hier nach der Bildung einer nach hinten offenen Schleife mit dem der gegenüberliegenden Seite zu einem unpaaren Mediankanal. An der Spitze des Rostrums besitzt der Infraorbitalkanal keine Kommunikation mit dem Supraorbitalkanal. Etwas größere Übereinstimmungen finden sich mit *Acanthias* (GARMAN, 1888). So finden wir neben der dorsalen Kommunikation mit dem Lateralkanal eine Andeutung einer suborbitalen Schleife (GARMAN, tab. 19 fig. 2), die bei *Pristiophorus* dann stärker ausgebildet ist. Eine Übereinstimmung zwischen beiden finde ich auch in dem orbito-nasalen Teile, der hier ausgezeichnet ist durch eine relative Länge. Ein bedeutender Unterschied besteht jedoch in bezug auf den nasalen Teil. Er besitzt bei *Acanthias* einen Z-förmigen Verlauf und vereinigt sich mit dem der anderen Seite nicht zu einem unpaaren Kanal. Falls sich diese Angabe GARMAN's für *Acanthias* bestätigt, so unterscheidet sie sich, wie oben angeführt, ganz und gar von meinem Befunde an *Pristiophorus*. Zugleich würde denn auch die Ansicht GARMAN's widerlegt, daß aus dem Fehlen eines Mediankanals bei *Pristiophorus* und *Acanthias* auf eine nähere Verwandtschaft zwischen beiden zu schließen sei. Andererseits kann man wohl mit GARMAN sagen, daß bezüglich der Sinneskanäle größere Ähnlichkeiten mit *Acanthias* vorhanden sind, größere jedenfalls als mit *Mustelus* und *Somniosus*.

Gehen wir nunmehr zur Betrachtung der Rochen über, speziell von *Raja*, *Pristis* und *Rhinobatus*. Auf der dorsalen Seite finden wir ebenso wie bei *Pristiophorus* eine Kommunikation mit Lateral- und Supraorbitalkanal. Die bei *Acanthias* angedeutete, bei *Pristiophorus* schon größere suborbitale Schleife besitzt bei den Rhinoraji eine gewaltige Ausdehnung. Bei *Rhinobatus* (GARMAN, tab. 24) ragt ihr Vorderende noch ein Stück über die Nasenkapsel hinaus, bei *Pristis* jedoch nur bis zum vorderen Ende der Nasenkapsel (Taf. 14 Fig. 12

*Inf<sub>2</sub>*), während sie bei *Raja* fast bis zur Spitze des Rostrums reicht (Taf. 17 Fig. 36 *Inf<sub>2</sub>*). Wie bei *Pristiophorus* tritt der Kanal mit dem vorderen Ende der Schleife auch bei den Rhinoraji auf die ventrale Seite. Bei *Pristis* setzt er sich nach hinten in den Hyomandibularkanal fort, während sein orbito-nasaler Teil relativ klein erscheint, jedoch eine ähnliche Lage wie bei *Pristiophorus* besitzt, auch der nasale und mediane Teil ähneln dem von *Pristiophorus*. Etwas anders verhalten sich in dieser Hinsicht *Rhinobatus* und *Raja*. Bei ihnen nimmt der ventrale Teil der suborbitalen Schleife (S. 267) zunächst den ventralen Supraorbitalkanal auf, um dann erst mit dem Hyomandibularkanal zu kommunizieren. Auch der unpaare Mediankanal ist bei *Rhinobatus* noch kürzer als bei *Pristis*, während er bei *Raja* stark in die Quere gezogen ist. Allgemein geht aus dieser Besprechung hervor, daß auch bezüglich des Verlaufes des Infraorbitalkanals *Pristiophorus* bis zu einem gewissen Grade zwischen Haien und Rochen steht.

Der Infraorbitalkanal wird von den Facialisfasern des Ramus buccalis innerviert. Er tritt mit den anderen Trigeminasästen durch das Foramen trigemini nach außen (Taf. 24 Fig. 75 *Tr*), läuft nun zusammen mit dem Ramus maxillaris trigemini (*R. Max*) nach vorn; die Ganglienmassen beider sind hier scharf voneinander getrennt und laufen zunächst ventral vom Musculus rectus superior hin (Taf. 23 Fig. 72 *R. Bc* u. *R. Max*). Der Nervenstamm rückt nun in seinem orbitalen Verlauf an den lateralen Rand der Basalplatte (Taf. 23 Fig. 71 *R. Bc*). Hier spaltet sich zunächst ein größerer Zweig vom Buccalis ab, der äußere Buccalisast, der zur äußeren lateralen Ampullengruppe und dem ventrolateralen Teile des Infraorbitalkanals führt (Taf. 23 Fig. 70 *R. Bc*). Etwas weiter vorn trennt sich auch vom Trigeminiuskomplex ein großer Ast ab, der sofort auf die ventrale Seite der Schädelbasis rückt (Taf. 23 Fig. 69 *R. Max*, Taf. 14 Fig. 13 *R. Max*) und hier ventral von der Kiefermuskulatur nach hinten verläuft. Es ist dies der Ramus maxillaris trigemini, der im wesentlichen Teile der Kiefermuskulatur innerviert.

Der orbitale Teil (GARMAN) des Infraorbitalkanals wird innerviert von einem Aste, der sich am hinteren Teile des Buccalisganglions löslöst; er läuft am hinteren Rande des Bulbus dorsal- und lateralwärts und teilt sich dann hier in mehrere Äste, deren Zahl ebenso wie die von ihm innervierten Sinneshügel ich an dieser Stelle infolge mangelhafter Schnitte nicht feststellen konnte. Die suborbitale Schleife wird bereits von Ästchen des äußeren Buccalis innerviert,



die sich in der äußeren buccalen Ampullengruppe abzweigen (Taf. 14 Fig. 13  $b_2$  u.  $b_3$ ). Ein größerer Zweig von  $b_2$  innerviert den dorsalen Schenkel der Schleife, indem er ihm nach vorn parallel läuft, in etwa 4 Organen. Der Rest, ebenso wie der Bogen der Schleife wird in etwa 5 Sinnesorganen von dem anderen Ästchen von  $b_2$  innerviert. Das hintere Ende der Schleife, ebenso der hintere Anfang des orbito-nasalen Teiles werden von einem dritten Ästchen ( $b_3$ ) in 4 Sinnesorganen innerviert, 2 davor gelegene Organe von einem vierten Ästchen. Diese 4 Stämmchen ( $b_2$ — $b_4$ ) sind die Zweige eines größeren Astes, der im hinteren Teile der buccalen Ampullengruppe sich vom äußeren Buccalisast löst. Ein 5. und 6. Ast, die ebenfalls dem äußeren Buccalis entstammen, innervieren 7 weitere Sinnesorgane des vorderen Orbito-Nasal- und lateralen Teiles des Nasalkanals ( $b_5$  u.  $b_6$ ). Das nächste Sinnesorgan wird bereits von einem Ast des inneren Buccalis innerviert ( $b_7$ ). Ein starker Ast mit zahlreichen Fasern vom inneren Buccalis ( $b_8$ ) innerviert mit einem Hauptzweige ( $b_8''$ ) den nach hinten verlaufenden Teil des Nasalkanals und den unpaaren Mediankanal in 11 Sinnesorganen, mit einem anderen Aste ( $b_8'$ ) die Krümmung des Nasalkanals in 4 Sinnesorganen und entsendet außerdem 2 lange Äste zu den 3 ersten Sinneshöhlen des pränasalen Teiles, die ich mit  $b_8'''$  bezeichnet habe. Das nächste Ästchen dringt durch die Knorpelwand der Schädelbasis in medialer Richtung und innerviert 2 weitere Sinnesorgane ( $b_9$ ). Nunmehr hat der Infraorbitalkanal seine Lage ventral vom Buccalis erreicht. Jetzt findet bis an die Spitze des Rostrums die Innervation des Infraorbitalkanals so statt, daß sich ständig kleine Arterien vom Buccalis lösen und je 1 Sinnesorgan des Infraorbitalkanals innervieren (Taf. 20 Fig. 58  $b_{10}$ ).

### Die LORENZINI'schen Ampullen.

Auch bei *Pristiophorus* findet man wie bei den meisten Selachiern 3 neurocraniale Ampullengruppen, nämlich 2 buccale, die vom R. buccalis innerviert werden, und eine superficiale, die vom Ramus ophthalmicus superficialis versorgt wird. Eine recht charakteristische Lage besitzt bei den Selachiern die äußere buccale Ampullengruppe. Ihre Lage am vorderen Rande der Orbita dürfte eventuell die Ursache dafür sein, daß sie unter den zahlreichen Selachiern eine relativ konstante Lage besitzt, so daß etwaige Abweichungen von derselben eine erhöhte phylogenetische Bedeutung gewinnen, eine größere jedenfalls als die beiden anderen Ampullengruppen, deren

rostrale Lage sie nötigt, an den zahlreichen Modifikationen und Umbildungen des Rostrums teilzunehmen. Die äußere buccale Ampullengruppe bildet bei *Pristiophorus* einen vollständig abgeschlossenen Komplex, der in der vorderen Orbita ganz auf der ventralen Seite liegt und mit seinem vorderen Rande die Basis der präorbitalen Scheidewand erreicht (Taf. 14 Fig. 13, Taf. 22 Fig. 68 *A. Be. Gr.*). Die ganze Gruppe hat die Gestalt einer flachen, dorsoventral abgeplatteten Scheibe. Ihre Ampullenröhren führen in 5 gut zu unterscheidenden Untergruppen nach außen, der bei weitem größte Teil derselben mündet auf der ventralen Seite und nur einige Röhren zweier lateralen Gruppen am Seitenrande.

Der hintere laterale Röhrenkomplex enthält etwa 12 ausführende Röhren; sie verlaufen im wesentlichen (Taf. 14 Fig. 13 *Amp<sub>1</sub>*) nach hinten, wenden sich dann etwas lateralwärts, um allmählich in den fibrillären Bindegewebsstrang (*Bstr*; vgl. S. 305) des Seitenrandes zu rücken. In ihm verlaufen sie weiter nach vorn und dorsal und beginnen schließlich auf der dorsolateralen Seite des Bindegewebsstranges etwa in einem Niveau mit dem Palato-Basalgelenk auf die Oberfläche auszutreten (Taf. 24 Fig. 75 *Amp<sub>1</sub>*). Sie sind die längsten Ampullenröhren des Kopfes. Der zweite medial davon gelegene Röhrenkomplex (*Amp<sub>2</sub>*) besitzt eine weit größere Anzahl von Röhren (Taf. 23 Fig. 72 *Amp<sub>3</sub>*). Sie haben einen meist direkt nach hinten gerichteten Verlauf, und ihre äußeren Mündungen verteilen sich über die gesamte ventrale Oberfläche zwischen Ampullengruppe und Palatoquadratum; daher besitzen sie denn auch eine ganz verschiedene Länge. Ihre Zahl beträgt 20—25. Die dritte Gruppe (*Amp<sub>3</sub>*) ausführender Röhren ist medial und nach hinten gerichtet. Ihre äußeren Mündungen gelangen bis zur medianen Längsachse und zur ventralen Seite des Palatoquadratoms (Taf. 23 Fig. 72—69 *Amp<sub>3</sub>*). Es sind ebenfalls etwa 20—25 an der Zahl, und sie münden sämtlich auf der ventralen Seite. Der vierte (Taf. 14 Fig. 13 *Amp<sub>4</sub>*; Taf. 22 Fig. 66—68 *Amp<sub>4</sub>*) Komplex enthält nur 12 Röhren, die nach vorn und medialwärts verlaufen: ihre Mündungen liegen meist längs des orbito-nasalen und nasalen Teiles des Infraorbitalkanals. Die fünfte Gruppe (*Amp<sub>5</sub>*) besitzt wiederum einen ähnlichen Verlauf wie die erste. Ihre Röhren rücken, ohne in das fibrilläre Bindegewebe (*Bstr*) des Seitenrandes einzudringen, an dem inneren Rande desselben dorsalwärts und treten auf seiner dorsolateralen Seite nach außen, und zwar am hinteren Rande der Nasenkapsel (Taf. 22 Fig. 60, 67 *Amp<sub>5</sub>*).

Die ganze äußere buccale Ampullengruppe zählt demnach etwa

85—100 Ampullen. Ihre Innervation findet, wie oben bereits erwähnt, durch den äußeren Ast des Buccalis (Taf. 14 Fig. 13, Taf. 23 Fig. 69 *R. Bc'*) statt, der zugleich laterale Teile des Infraorbitalkanals innerviert. Außerdem fand ich, daß auch da, wo der Ramus maxillaris sich nach hinten wendet, sich einige stärkere Nervenbündel loslösen und zur buccalen Ampullengruppe treten. Ein weiterer starker Ast geht, nach Abgabe des äußeren Buccalis, vom Hauptstamme ab (Taf. 14 Fig. 13 *R. Bc''*) und rückt ebenfalls ventrolateral zur äußeren Ampullengruppe, so daß diese nicht allein vom äußeren Buccalis, sondern auch von Ästen des inneren Buccalis und solchen, die sich vom Ramus maxillaris lostrennen, innerviert wird.

Was nun die Lage der äußeren Ampullengruppe bei anderen Selachiern anlangt, so liegt sie bei *Mustelus* (ALLIS, 1902) an der ventrolateralen Seite, lateral vom hinteren Rande der Nasenkapsel (tab. 26 fig. 2), innerhalb der Partie des Infraorbitalkanals, zwischen der suborbitalen Krümmung desselben und dorsal vom Ursprung des Hyomandibularkanals. Auch ALLIS unterscheidet 5 Untergruppen, die etwa denen von *Pristiophorus* entsprechen. Ihre Mündungen differieren jedoch sehr wesentlich von denen des letzteren, indem sie sich über den ganzen lateralen Rand verteilen und sogar auf die dorsale Oberfläche emporrücken (tab. 10). Auch bei *Acanthias* fand ich eine ähnliche Lage der äußeren Buccalisgruppe wie bei *Mustelus* am lateralen Rande meist dorsal vom ventralen Supraorbitalkanal. Ähnlich verhielt sich in dieser Hinsicht auch *Somniosus*. Im Gegensatz hierzu fand ich die äußere Buccalisgruppe bei *Pristis* vollständig auf der ventralen Seite, ebenfalls im Gebiete des Orbito-Nasalkanals und der Ursprungsstelle des ventralen Supraorbitalkanals, ventral vom Schädel-flossenknorpel in der Orbitalregion (Taf. 19 Fig. 51 *A. Bc. N*). Leider stand mir von Rhinobatiden kein geeignetes Material zur Verfügung, und in der Literatur fand ich keine Angaben darüber. Bei *Raja* ist das Verhalten wieder weiter modifiziert. Hier findet sich die betreffende Ampullengruppe weit nach vorn verschoben lateral vom vorderen Teil der Nasenkapsel und dem Schädel-flossenknorpel (Taf. 17 Fig. 33 *A. Bc. Gr*), wo sie sich bis zur dorsalen Oberfläche ausdehnt und sich dann auch weit nach vorn längs des Rostrums erstreckt. Wir finden also ähnliche Verhältnisse wie bei *Pristiophorus* nur bei *Pristis*. Bevor jedoch auch das Verhalten der Rhinobatiden in diesem Punkte untersucht ist, dürfte es gewagt erscheinen, aus jener Ähnlichkeit weitere Schlüsse zu ziehen.

Die ventrale innere Ampullengruppe liegt bei *Pristiophorus*



bereits auf dem Rostrum, sie beginnt hinten am vorderen Rande der Nasenöffnung, liegt in der ventralen Rostralinne zu beiden Seiten des Ramus buccalis (Taf. 14 Fig. 13 *En. Bc. Gr.*, Taf. 20 Fig. 57 *En. Bc. Gr.*) und erstreckt sich bis an die Spitze des Rostrums. Die Röhren der 5 hinteren Ampullen sind nach hinten gerichtet und zwar die der lateralen Partie lateral, die der medialen medial und nach hinten. Auf der medianen Seite des Buccalis fand ich von den Tentakeln ab keine Ampullen mehr. Bei *Mustelus* fehlt eine innere Buccalisgruppe, statt dessen findet sich hier eine Gruppe, die von Ästen des R. ophthalmicus superficialis innerviert wird, so daß sie nach ALLIS (1902) nicht homolog gesetzt werden darf der inneren Buccalisgruppe der übrigen Selachier. ALLIS nennt sie daher tiefe Ophthalmicusgruppe. Bei *Somniosus* (EWART, 1895) bildet die innere Buccalisgruppe einen großen gedrängten Komplex unmittelbar vor der Nasenkapsel, dessen Innervation eben vom inneren Aste des Buccalis bewirkt wird. Bei *Pristis perrotteti* beginnt die innere Buccalisgruppe bereits an der ventralen Seite der Nasenöffnungen, ist dann in kleinere Komplexe aufgelöst zwischen Nasenkapsel und hinterstem Zahnpaar. Auf dem eigentlichen Rostrum findet sie sich in kleine Gruppen verteilt, beiderseits vom Supraorbitalkanal. Auch hier erstrecken sie sich bis an die Spitze des Rostrums.

Die dorsale Ampullengruppe bei *Pristiophorus* beginnt ebenfalls am Vorderrande der Nasenkapsel (Taf. 20 Fig. 58 *Tr. Gr.*). Auch ihre Ampullen liegen in der entsprechenden Rostralinne, in der auch der R. ophthalmicus superficialis verläuft, und zwar zwischen Nerv und Supraorbitalkanal. Ihre Röhren verlaufen im wesentlichen dorsalwärts nach der dorsalen Oberfläche. Bei *Mustelus* liegt diese Gruppe nach ALLIS an der Oberfläche der Schnauze medial von der lateralen Knorpelspanne. Die hinteren Ampullen liegen über der Nasenkapsel. Bei *Spinax niger* erstrecken sie sich nach MINKERT (1901) bis an das hintere Ende der Orbitalregion. Sie besitzen also nach hinten eine bedeutend größere Ausdehnung als bei *Pristiophorus*. Bei *Somniosus* (EWART, 1895) reichen sie ebenfalls nach hinten bis zur Mitte der Orbita. Dagegen fand ich bei *Pristis* die ersten epicranialen Ampullen vor der Nasenkapsel. Sie erstrecken sich hier in kleinen Gruppen bis an das vorderste Ende des Rostrums. *Raja* zeigt sie dagegen in enger Lagebeziehung zur inneren buccalen Ampullengruppe. Allgemein findet man hier bei den einzelnen Selachiern derartig abweichende Modifikationen, daß es gewagt erscheint, daran phylogenetische Folgerungen zu knüpfen.

### Vergleichender Teil.

In dem ersten Teil meiner Arbeit, über die vordere Kopfregion der Pristiden, wurde gezeigt, daß *Pristis cuspidatus* LATHAM in wesentlichen Punkten von den 4 anderen von GÜNTHER (1870, p. 436) aufgestellten Species *pectinatus*, *antiquorum*, *perrotteti* und *zysron* abweicht. Ich konnte an der Hand eines Materials, das die verschiedenen Altersstufen umfaßte, nachweisen, daß *Pristis cuspidatus* LATHAM allein 5 Rostralkanäle in seinem Rostrum besitzt (Taf. 13 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 41), während bei den anderen Species nur deren 3 in die Säge führen (Taf. 18 Fig. 39, 40, 43, 44). Von diesen bildet der mediane unpaare Kanal (*Per*) die Fortsetzung der Cranialhöhle, der paarige, von diesem seitlich gelegene Kanal (*Cn*) ist durch Vereinigung von Präorbital- (Taf. 19 Fig. 49 *Cpr*) und Orbito-Nasal-kanal (*Cu*) entstanden und versorgt das Rostrum mit Nerven und Gefäßen (Taf. 21 Fig. 46 *Cn*) (vgl. S. 247); denn in ihm verlaufen Ramus ophthalmicus superficialis (*R. oph. sup*), Ramus ophthalmicus profundus (*R. oph. prof*), Ramus buccalis (*R. Bc*), die Vena rostralis (*V. ro*) und die Arteria rostralis (*Art. ro*) nach vorn. Zu diesen 3 Kanälen der genannten 4 Species kommt bei *Pristis cuspidatus* (Taf. 13 Fig. 1, Taf. 18 Fig. 41) noch ein weiteres Kanalpaar (*Camp*); in ihm liegen die LORENZINI'schen Ampullen der inneren Buccalis- (*En. Bc. Gr*) und der Ophthalmicusgruppe (*Tr'. Gr*), die bei den anderen Species auf der ventralen resp. dorsalen Oberfläche des Rostralknorpels liegen (Taf. 18 Fig. 39, 40 *En. Bc. Gr, Tr'. Gr*) (vgl. S. 255). Mit dem Vorhandensein dieses weiteren Rostralkanalpaares bei *Pristis cuspidatus* muß dann auch die geringe Tiefe der Zahnalveolen (*Alv*) in Zusammenhang stehen.

Aber auch schon im Äußern des Rostrums zeigt *Pristis cuspidatus* leicht in die Augen fallende Abweichungen von den übrigen *Pristis*-Species. Zunächst ist bekanntlich fast  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  des ganzen Rostrums unmittelbar vor den Nasenkapseln zahnlos, während bei den anderen 4 Arten die Zähne kurz vor diesen beginnen (Taf. 13 Fig. 2 u. 3, Taf. 16 Fig. 24 u. 25). Die Länge des Rostrums ist im Verhältnis zur Breite bedeutend größer, und erst von seiner Mitte ab wird es nach vorn zu allmählich schmaler, im Gegensatz zu den übrigen Species, wo es von der Basis nach der Spitze hin ständig und gleichmäßig abnimmt (Taf. 13 Fig. 4 u. 5). Eine wichtige Besonderheit besteht ferner in der Gestalt der Rostralzähne (vgl. auch ENGEL, 1909, p. 86). Sie sind dorsoventral stark abgeplattet und besitzen am Vorder- und Hinterrande eine Schneide. Im jugend-

lichen Zustände findet sich am Hinterrande eines jeden Zahnes ein Widerhaken, der bei älteren Tieren mitsamt der Spitze abgetragen wird. Jener Widerhaken war die Ursache, daß in der älteren Literatur (SHAW, p. 361; MÜLLER u. HENLE, 1841, p. 107; DUMÉRIL, 1865, p. 476) jene Jugendform als eine besondere Species, *semisagittatus*, angesehen wurde, ein Irrtum, der von GÜNTHER (1871) berichtigt wurde. — Bemerkenswert ist endlich am Rostralzahn von *Pr. cuspidatus* die geringe Länge; sie beträgt, ausgedrückt im Verhältnis zur Breite des Zahnes an der Basis, im Durchschnitt nur 2:1. Bei den anderen 4 lebenden Arten sind dagegen die Zähne weniger stark abgeplattet, besitzen nur am Vorderrande eine Schneide, während der Hinterrand stumpf und mit einer Längsrinne versehen ist (Fig. 13 Fig. 4 u. 5). Auch das Verhältnis von Länge zur Breite des Zahnes ist bedeutend größer, im Mittel wenigstens 3:1.

Jene Sonderstellung von *Pr. cuspidatus* wird durch zwei weitere Punkte bestätigt, auf die ich bei DOLLO (1910) hingewiesen finde. Es ist dies einmal die Art der Augenstellung, auf die DAY (1878/1888) zuerst aufmerksam gemacht hat. Während bei den übrigen Arten die Augen wie bei den anderen Rochen medialwärts zusammengerückt erscheinen, haben sie bei *Pr. cuspidatus* ihre Lage am Seitenrande des Kopfes. Sodann ist die Schwanzflosse bei *Pristis cuspidatus* zweilappig, während sie sonst nur einen Lobus besitzt.

Was nun das phylogenetische Alter von *Pristis cuspidatus* anlangt, so dürfte das Vorhandensein eines weiteren Kanalpaares darauf hinweisen, daß diese Species, jedenfalls soweit das Rostrum in Frage kommt, die höher differenzierte ist, während die anderen rezenten Arten darin primitivere Zustände zeigen. Das würde in Einklang stehen mit der Ansicht DOLLO's (1910), nach der auch die randständige Lage der Augen bei *Pr. cuspidatus* einen sekundären Zustand darstellt, bedingt durch die Rückkehr zu pelagischer Lebensweise, wohingegen die übrigen Arten der Gattung in dieser Anpassung auf einer niederen Stufe stehen geblieben seien.

Da mithin *Pristis cuspidatus* gegenüber den 4 anderen rezenten *Pristis*-Species eine Sonderstellung einnimmt, so dürfte es sich empfehlen, dies auch im System zum Ausdruck zu bringen. Fraglich bleibt es, ob es nötig sein wird, eine neue Gattung dafür zu errichten, oder ob es möglich sein wird, sie in einer der Gattungen unterzubringen, die für fossile Pristiden aufgestellt sind (*Propristis* DAMES 1883, *Amblypristis* DAMES 1888, *Eopristis* STROMER 1905). Da die letzteren vorzugsweise nur auf Zähne gegründet sind, die Kenntnis des



Rostrums aber und im besonderen seines inneren Baues noch ungenügend ist, halte ich es für richtig, einstweilen von einer näheren Vergleichung mit ihnen abzusehen und wenigstens vorläufig auf sie keine Rücksicht zu nehmen. Deshalb schlage ich für *Pristis cuspidatus* den Gattungsnamen *Oxypristis* vor und gebe im Folgenden die wichtigsten Unterschiede von der alten Gattung *Pristis* im Anschluß an die Beschreibung GÜNTHER'S (1870, Vol. 8, p. 436).

#### Fam. *Pristidae*.

Rostrum nach vorn stark verlängert zu einer flachen Platte, mit 3 oder 5 Rostralkanälen im Inneren, längs des Seitenrandes bewaffnet mit langen, stachelähnlichen Zähnen, die in Alveolen des Rostralknorpels sitzen. Körpergestalt haiähnlich, Brustflossen ohne Beziehung zum Kopfe, erscheinen mit der Streckung der Kiemenregion nach hinten verschoben. Äußere Kiemenspalten auf der ventralen Seite der Brustflosse.

#### 1. Gatt. *Pristis* LATHAM.

Ursprung der 1. Rückenflosse vor oder gegenüber den Bauchflossen. Rostrum mit 3 Längskanälen im Inneren. Rostralzähne finden sich an ihm bis kurz vor den Nasenkapseln. Es nimmt von seinem Ursprung nach der Spitze hin gleichmäßig an Breite ab. Die Zähne in der Mitte des Rostrums sind mindestens 3mal so lang wie an ihrer Basis breit; nur mit einer Schneide am Vorderrande; der Hinterrand stumpf und mit einer Längsrinne versehen. Die Zahnalveolen sind tief. Die LORENZINI'Schen Ampullen liegen oberflächlich und nicht in einem besonderen Rostralkanal. Augen medialwärts zusammengedrückt, Schwanz mit nur einem ventralen Lappen.

Hierher gehören die 4 Species GÜNTHER'S (1870, Vol. 8).

1. *perrotteti* MÜLLER et HENLE.
2. *pectinatus* LATHAM.
3. *antiquorum* LATHAM.
4. *zyzron* BLEEKER.

#### 2. Gatt. *Oxypristis* n. g.

Erste Rückenflosse ganz hinter der Wurzel der Bauchflossen gelegen. Rostrum mit 5 Längskanälen; etwa  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  des Rostrums

vor den Nasenkapseln zahnfrei. Es beginnt erst in der vorderen Hälfte an Breite allmählich abzunehmen. Zähne desselben breit, dorsoventral stark abgeplattet, am Vorder- und Hinterrande mit Schneide; diejenigen aus der Mitte des Rostrums höchstens 2mal so lang wie an ihrer Basis breit. Zahnalveolen von geringer Tiefe. Die LORENZINI'schen Ampullen liegen in dem am meisten lateral gelegenen Rostralkanalpaar. Augen am Seitenrande des Kopfes; Schwanzflosse zweilappig.

Einzigste Species: *cuspidatus* LATHAM.

Unter den rostrumtragenden Rochen, die JAEKEL (1894) als Rhinoraji zusammenfaßte, besitzen die Pristiden eine schlanke, hai-ähnliche Körperform, weshalb sie meist als die primitiveren Formen angesehen wurden, die sich am nächsten an die Haie anschließen und den Übergang zu diesen bilden. So stellten sie schon MÜLLER u. HENLE (1841) in ihrem bekannten systematischen Werk in der ersten Familie Squatinoraji als erste Gruppe voran; an sie schließen sich als zweite Gruppe die Rhinae, zu denen die Gattungen *Rhina* und *Rhynchobatus* gehören, und als dritte Gruppe die Rhinobatides. Dieser Einteilung ist später DUMÉRIL (1868, p. 470) gefolgt, und auch GÜNTHER (1870, Vol. 8) stellte die Pristiden als erste Familie an die Spitze der Batoidei, auf die dann als zweite Familie die Rhinobatiden mit den Gattungen *Rhinobatus* und *Rhynchobatus* folgen. Zweifel hinsichtlich ihrer bisherigen systematischen Stellung äußerte zuerst HASSE (1879, p. 104), indem er angibt, daß sich *Pristis* im Bau der Wirbel jünger zeige als die Rhinobatiden. Seine Bedenken sucht er dann dadurch zu zerstreuen, daß er als Argument für ein höheres Alter der Pristiden ihre haiähnliche Körperform dagegen anführt und dementsprechend auch im Rostrum enge Beziehungen zu dem von *Pristiophorus* sieht. Daher stellt er doch schließlich in seinem System die Pristiden als die primitiveren Rochen den Rhinobatiden voran. Dieser alten Ansicht tritt nun JAEKEL (1894, p. 75) entgegen, indem er die Pristiden als eine zum pelagischen Leben zurückgekehrte Rhinorajidenform auffaßt. Neuere Lehrbücher und systematische Arbeiten haben jedoch diese Auffassung JAEKEL's kaum berücksichtigt. Die paläontologischen Lehrbücher von ZITTEL (1887, Vol. 3, p. 93; 1895, p. 534) und WOODWARD (1898) setzen stets die Pristiden vor die Rhinobatiden, womit sie doch jedenfalls zum Ausdruck bringen wollen, daß erstere die älteren, primitiveren Formen seien. Auch BRIDGE (1904, p. 459) hat wieder auf das System GÜNTHER's zurückgegriffen und stellt die Pristiden vor die Rhinobatiden. REGAN (1906, p. 733)

faßt dann Pristiden und Rhinobatiden in einer Familie zusammen, von denen er jedoch ebenfalls die Unterfamilie Pristinae an die erste Stelle rückt. Erst GOODRICH (1908) schließt sich der Ansicht JAEKEL's an. Er akzeptiert dessen Gruppe Rhinoraji, deren primitivste Familie die Rhinobatiden sind, auf die dann die Pristiden folgen. Zu einem ähnlichen Resultate wie JAEKEL ist LUTHER (1909) gekommen auf Grund seiner Untersuchung über die Kiefermuskulatur der Selachier. Er sagt: „Die Übereinstimmung im Bau der vom Trigemini inner-vierten Muskulatur bei den Rhinobatiden und den neuerdings wiederholt zu dieser Familie gestellten Pristiden ist eine so grosse, dass eine nahe Verwandtschaft zwischen beiden nicht bezweifelt werden kann. Diese Befunde deute ich so, dass die Pristiden von Rhinobatiden abstammen, die in den in Rede stehenden Beziehungen noch nicht den Differenzierungsgrad der untersuchten Repräsentanten dieser letzten Familie erreicht haben.“ DOLLO (1910) verwertet die Resultate JAEKEL's (1894) und LUTHER's (1909) in seiner Paléontologie éthologique, während GROBBEN in seinen neuen Auflagen des CLAUS'schen Lehrbuches noch die auf die Wirbelkörper begründete Systematik HASSE's anwendet, Haie und Rochen nicht unterscheidet und *Pristis* als Vertreter der Tectospondylen aufführt.

Jedenfalls haben diese Ausführungen gezeigt, daß in der Literatur hinsichtlich der systematischen Stellung der Pristiden noch keine Ansicht zu allgemeiner Anerkennung gelangt ist.

Daß die Pristiden sich in ihrem Bau eng an die Rhinobatiden anlehnen, brauche ich an dieser Stelle nicht näher zu erörtern; das ist in der Literatur schon genügend ausgeführt und allgemein anerkannt. Auch im beschreibenden Teile meiner Arbeit konnte ich jene Übereinstimmung für gewisse Teile der vorderen Kopfregion näher ausführen. Doch möchte ich hier zu der Frage Stellung nehmen, ob die Pristiden die primitiveren Formen sind, die direkt den Übergang zu den Haien bilden, oder ob sie von den Rhinobatiden abzuleiten sind, wie JAEKEL (1894) es auffaßt, als sekundär zum pelagischen Leben zurückgekehrte Rochen. Wenn auch LUTHER (1909) in bezug auf die Kiefermuskulatur zu einem ähnlichen Resultat gekommen ist, so sind die dem Skelet entlehnten Gründe, die JAEKEL (1874) für seine Theorie anführt, keineswegs genügend und zum Teil nicht richtig gedeutet, wie ich im Folgenden zeigen werde, so daß es sich wohl lohnt hier Klarheit zu schaffen.

Zunächst seien jedoch einige Weiterbildungen besprochen, in denen die Pristiden weit über die Rhinobatiden hinausgehen. Hierher



gehört vor allem das stark modifizierte und verlängerte Rostrum. Wie oben ausgeführt, entsprechen nur die Knorpelwandungen, die den medianen, unpaaren Kanal (Taf. 18 Fig. 44 *Gw*), also die Fortsetzung der Schädelhöhle (Taf. 18 Fig. 43, 39 *Per*), umgeben, dem Rostrum der Rhinobatiden und Rajiden, die seitlich davon gelegenen Rostralkanäle (*Cn* u. Taf. 18 Fig. 41 *Camp*) mit ihren Wandungen sind Bildungen, die nur den Pristiden eigen sind und nur als Neubildungen aufgefaßt werden können. Die starke Knorpelbildung auf dem Pristidenrostrum tritt auch noch im Gebiete der Nasenkapsel und der vorderen Orbitalregion auf. So bleiben hier der Ramus ophthalmicus und die ihn begleitende Vene auch nach der Durchbrechung der präorbitalen Scheidewand von Knorpelwänden fast vollständig umgeben (Taf. 19 Fig. 49 *Cpr*), und der Präorbitalkanal setzt sich weit nach vorn in die Ethmoidalregion fort (vgl. S. 247). In ähnlicher Weise hat sich auch bei *Pristis perrotteti* um den R. buccalis und die Arteria rostralis eine Knorpelwand gebildet, so daß es hier sekundär zur Bildung eines Orbito-Nasalkanals (Taf. 19 Fig. 49 *Cw*) gekommen ist, der den Rhinobatiden und Rajiden fehlt, während *Oxypristis cuspidatus* insofern hier ein primitiveres Verhalten zeigt, als die Orbito-Nasalkanalbildung erst in dem vorderen Teil der Nasenkapsel beginnt (Taf. 16 Fig. 25, Taf. 20 Fig. 54 *Cw*) (vgl. S. 248/9). Alle diese Weiterbildungen in progressiver Richtung, zu denen noch die erwähnte Modifizierung des Hinterhauptgelenkes kommt, nicht zu vergessen die Zahnbildung des Rostrums, müssen auf eine besondere Lebensweise zurückgeführt werden, ohne daß sie jedoch Anhaltspunkte für die Beantwortung unserer Frage abgeben.

Als ersten Beleg für die Abstammung der Pristiden von Rhinobatiden führt JAEKEL (1894, p. 76—79) den Bau der Brustflossen und ihre Beziehung zum Kopfe ins Feld, ist jedoch der Meinung, daß die Brustflossen bei den Pristiden „sich nach vorn ausgebreitet haben und durch den Antorbitalknorpel (= Schädelflossenknorpel GEGENBAUR's) mit dem Kopf in Verbindung stehen“.

Was den Schädelflossenknorpel anlangt, so besitzt er bei der Gattung *Pristis*<sup>1)</sup> eine ähnliche Gestalt und Größe (Taf. 16 Fig. 23

1) Bei *Oxypristis cuspidatus* (Taf. 20 Fig. 56 u. Taf. 21 Fig. 62 *M*) ist der Schädelflossenknorpel noch bedeutend kleiner als bei *Pristis* s. str., liegt als kleiner Knorpelstab ganz unter dem Auge und erreicht noch nicht den Mundwinkel. Wir müssen diesen Zustand der Gattung *Pristis* gegenüber als einen höheren Grad der Reduktion auffassen, und dann spricht auch dieses Moment für die höhere Differenzierung von *Oxypristis* und steht mit dem oben über das phylogenetische Alter dieser Gattung Gesagten im Einklang.

u. 22 *M*) wie die von *Rhinobatus thouini* (Taf. 21 Fig. 61 *M*) und *Rhynchobatus laevis*<sup>1)</sup> (vgl. GEGENBAUR, tab. 14 fig. 1), zeigt also hierin kein primitiveres Verhalten als die Rhinobatiden. Dagegen hat er keinerlei Beziehung zum Skelet der Brustflossen (Taf. 21 Fig. 62<sup>2)</sup>, Taf. 22 Fig. 52 *M*), wie JAEKEL annimmt und vor ihm auch in der Literatur allgemein angegeben wird (MÜLLER u. HENLE, 1841; GEGENBAUR, 1872, p. 109). Das Vorhandensein eines derartig vollkommen ausgebildeten Schädelflossenknorpels mitsamt seinem zugehörigen Muskel (Taf. 19 Fig. 48 *musc*), die hier doch ohne jede Funktion sind, kann nicht anders erklärt werden als durch die Annahme, daß die Pristiden von Formen abstammen, bei denen der Schädelflossenknorpel in Beziehung zur Flosse stand. Derartige Stammformen kommen aber den Rhinobatiden am nächsten, und wir müssen annehmen, daß sich mit der Ausbildung einer mehr haiähnlichen Körperform die Verbindung des Schädelflossenknorpels mit der Brustflosse gelöst hat.

Merkwürdigerweise behauptet JAEKEL, daß sich die Brustflossen der Pristiden nach vorn ausgebreitet haben. Gerade das Gegenteil ist der Fall. Sie haben nicht nur ihre Lagebeziehung und Verbindung mit dem Kopfe vollständig gelöst (Taf. 21 Fig. 62) und sich in ihrer Größenausdehnung stark reduziert, sondern erscheinen auch nach hinten verschoben. Das tritt besonders gegenüber den anderen Rhinoraji hervor (Taf. 21 Fig. 60, 61, 63).

Als weiteren Beweis dafür, daß die Pristiden keine primitive, zu den Haien hinüberführende Formen sind, führt JAEKEL (1894) dann die ventrale Lage der äußeren Kiemenöffnungen an. Sie ist seiner Ansicht nach bei den Pristiden (1894, p. 76) „eine Folge-

---

1) Bei *Rhynchobatus djeddensis* (Taf. 21 Fig. 60 *M*) ist der Schädelflossenknorpel bedeutend breiter, auch als bei *Raja oxyrhyncha* (Taf. 21 Fig. 63 *M*), und dadurch besonders charakterisiert, daß er nach vorn dem Seitenrande des Kopfes entlang einen sehr langen Fortsatz (*M'*) sendet, der bei den übrigen Rhinobatiden nur angedeutet ist (Taf. 21 Fig. 61). Hier ist die Beziehung zur Brustflosse weniger ausgedehnt als bei den übrigen Formen. Erwähnung verdient bei diesem Tiere die geringe Ausbildung der Brustflossen und überhaupt die mehr spindelförmige, auf die Pristiden hinweisende Körperform. Ob wir es tatsächlich hier mit einer Übergangsform zu den Pristiden zu tun haben, muß ich dahingestellt sein lassen, da mir das Tier nicht zur Präparation und zur weiteren Untersuchung zur Verfügung stand.

2) Auf Taf. 21 Fig. 62 ist das hintere Ende des Schädelflossenknorpels mit \* bezeichnet.

erscheinung der Ausbreitung der Brustflossen nach vorn“. Von einer Ausbreitung der Brustflossen nach vorn würde natürlich nur dann die Rede sein können, wenn nachgewiesen wäre, wie und wo die zwar kleinen, aber die typische Gestaltung der Rochenflossen aufweisenden Brustflossen der Pristiden ihre von den Haien so charakteristisch abweichende Form erlangt haben. JAEKEL hat dies gar nicht zu zeigen versucht, war auch, da hierzu alles Material fehlt, gar nicht imstande. Dagegen hat er eine andere sehr beachtenswerte Eigentümlichkeit der Brustflossen der Pristiden nicht erwähnt. Sie besteht darin, daß sie sehr weit nach hinten vom Kopfe abgerückt erscheinen, indem die bei den übrigen Rochen mehr oder weniger quer zur Längsachse gestellten Kiemenbögen (Taf. 21 Fig. 60, 61, 63 *Kib*) stark nach hinten geneigt sind, was eine sehr erhebliche Streckung der Kiemenregion und damit einen größeren Abstand der hinter ihr stehenden Brustflossen vom Kopfe zur Folge hat (Taf. 21 Fig. 62). Daß diese Erscheinungen in Beziehung zu der Ausbildung einer haiähnlich gestreckten Körperform stehen, dürfte einleuchten.

Daß sich die Brustflossen der Pristiden insbesondere in ihrem vorderen Teile stark reduziert haben, dafür könnte noch folgender Befund sprechen: parallel dem vorderen Ende der Nasenkapsel liegt bei *Pristis perrotteti* am Seitenrande ein kleines Knorpelstäbchen. Um dieses Knorpelstäbchen (Taf. 14 Fig. 11, 12 *r'*, Taf. 19 Fig. 45 *r'*) biegt die suborbitale Schleife des infraorbitalen Sinneskanals (*Inf. C<sub>2</sub>*) auf die ventrale Seite um (vgl. S. 257). Interessant insofern, als sie eventuell über die Natur jenes Knorpelstäbchens Aufklärung geben können, sind die Verhältnisse bei *Raja clavata*. Hier erstrecken sich die Knorpelstrahlen des Propterygiums weit nach vorn, und an der Vorderseite des am weitesten nach vorn reichenden Knorpelstrahles liegt ebenfalls das Vorderende der suborbitalen Schleife (*Inf. C<sub>2</sub>*) des Infraorbitalkanals (Taf. 17 Fig. 36 *r*), d. h. also der Punkt, wo der Infraorbitalkanal auf die ventrale Seite tritt. Material von Rhinobatiden und anderen Rajidenspecies stand mir nicht in ausreichendem Maße zur Verfügung, um diese hier zum Vergleich heranziehen zu können; nur an dem in Spiritus konservierten Exemplar von *Rhinobatus thouni* konnte ich noch den Übertritt des Sinneskanals auf die ventrale Seite erkennen. Dort fand sich an der betreffenden Stelle kein Knorpelstäbchen, und der vorderste Strahl des Propterygiums hatte noch nicht den Punkt des Übertritts erreicht.

Nähme man nun an, daß jenes Knorpelstäbchen von *Pristis*



*perrotteti* (v') dem vordersten Teile des vordersten Flossenstrahles von *Raja* entspräche, dann müßten auch hiernach die Pristiden von Formen abgeleitet werden, bei denen bereits die Knorpelstrahlen der Brustflossen sich weit nach vorn erstreckten, also von Stammformen, die in dieser Beziehung noch über *Rhinobatus thouini* hinausgehen; sekundär habe sich dann die Flosse stark reduziert, die Beziehung zum Kopfe gelöst, und als letzter Rest sei jenes Knorpelstäbchen erhalten geblieben an der Übergangsstelle der suborbitalen Schleife des Infraorbitalkanals auf die ventrale Seite.

Man könnte gegen diese Ansicht einwenden, daß die Ausdehnung der Flossen nach vorn am Seitenrande des Kopfes entlang sich bei den primitiven Rochen in progressiver Ausbildung befindet, wir also für *Pristis* eine plötzliche Umkehr dieser Entwicklungsrichtung annehmen. Demgegenüber könnte aber, allerdings bei der geringen Sicherheit der Beobachtung unter allem Vorbehalt, darauf hingewiesen werden, daß diese Loslösung des Zusammenhanges von Flosse und Kopf bei *Pristis* durch die Ausbildung des Rostrums bedingt sein könnte. Es wird nämlich in der Literatur angegeben (JAEKEL, 1891. p. 102; BRIDGE, 1904), daß die Pristiden mit ihrem Rostrum seitliche Schläge ausführen, wobei im Hinterhauptsgelenk Bewegungen stattfinden. Solchen Bewegungen wäre eben eine Ausdehnung der Flosse am Seitenrande des Kopfes wie bei den Rhinobatiden hinderlich. Hierin könnte man also die Ursache erblicken, welche zur Rückbildung des vorderen Teiles der Flosse führte, wodurch eine allmähliche Steigerung der seitlichen Bewegungen des Kopfes möglich wurde.

Aus diesen Betrachtungen geht jedenfalls hervor, daß die haiähnliche Körperform der Pristiden kein primitives Merkmal ist. Vielmehr müssen diese von Formen abgeleitet werden, die den heutigen Rhinobatiden nahe kommen. Ich kann also die Auffassung JAEKEL's bestätigen, wenn er sagt, „daß die Rhinobatiden die Stammform der Pristiden sind“ und letztere „mit gestreckter Körperform zum pelagischen Leben der Haie zurückkehrten“. Daher ist es denn auch nicht angängig, wie es seither beinahe immer in der systematischen Literatur geschehen ist, die Pristiden an den Anfang der Rochen zu stellen. Jener Platz gebührt den Rhinobatiden, auf die erst die Pristiden zu folgen haben.

---

Im zweiten Teil meiner Arbeit wird das Neurocranium von *Pristiophorus* besprochen. Es zeigte sich, daß *Pristiophorus* hinsichtlich seines Schädelbaues in einer großen Reihe wichtiger Punkte mit den Rhinoraji übereinstimmt, in einigen dagegen Zustände aufweist, die zwischen Haien und Rochen vermitteln.

Zu den ersten Punkten gehört das Vorhandensein eines Occipitalgelenkes (Taf. 16 Fig. 28 *oc*) (vgl. S. 277). Die Condylen liegen hier auf den entsprechenden Fortsätzen des Craniums wie bei den Rochen. Wäre dies die einzige Übereinstimmung zwischen *Pristiophorus* und den Rochen, so müßte sie eventuell, wie es JAEKEL (1891, p. 30) tut, lediglich als Konvergenz aufgefaßt werden. Statt dessen erstreckt sich jene Übereinstimmung auf den ganzen Bau des Craniums. JAEKEL (1891, p. 30) sagt:

„Es scheint also, dass die Articulation des Schädels und der Wirbelsäule bei *Pristis* und *Pristiophorus* mit der gleichen Erscheinung bei den Rochen entwicklungsgeschichtlich nichts gemein hat, sondern dass dieselbe, weil sie an sich von jener verschieden ist, auch andern Ursachen ihre Ausbildung verdankt. Ich möchte aber auch hier ausdrücklich hervorheben, dass durch jene Übereinstimmung *Pristis* und *Pristiophorus* sich durchaus nicht in systematischer Hinsicht einander nähern. Jene Erscheinungen sind als Convergenz, und nur als analoge, nicht als homologe Bildungen aufzufassen, indem sie nur die sekundäre Folge der Sägenbildung sind, welche ihrerseits in beiden Fällen als sehr verschiedene Differenzierungen aufgefaßt werden müssen.“

Was das Hinterhauptgelenk betrifft, so muß ich JAEKEL durchaus widersprechen.

Ich glaube oben (S. 277) gezeigt zu haben, daß es bei *Pristiophorus* in bezug auf seine Lage am Schädel, die Grundzüge seiner Form sowie der Nerven- und Gefäßaustritte dem der Rochen einschließlich der Pristiden so völlig gleicht, daß kein Grund vorliegt, an der Homologie zu zweifeln. Das wird in keiner Weise dadurch beschränkt, daß die dorsoventrale Ausdehnung bei Pristiden und *Pristiophorus* annähernd dieselbe ist. Denn sie findet sich ähnlich auch bei anderen Rochen (GEGENBAUR, 1872, p. 33).

Delnen wir den Vergleich auf andere Punkte des Hinterhaupts aus, so können wir als Merkmale der Rochenähnlichkeit das Fehlen der Crista occipitalis (S. 279), das Vorhandensein von nur einem spino-occipitem Nerven (S. 279), Lage und Verlauf des Vaguskanals (S. 280) und des hinteren Gehirnvenenkanals (S. 281) (Vena

cerebralis posterior) feststellen. Besonders interessante Verhältnisse zeigt das Hyomandibulargelenk. Wir finden hier einmal die typischen Rochenmerkmale, wie das Vorragen des Hyomandibularfortsatzes des Schädels (= Rochenvorsprung) nach der Seite und nach hinten, die Verlängerung des Gelenkes in horizontaler Richtung, seine Teilung in 2 Gelenkpfannen (S. 282) für 2 Gelenkhöcker; allerdings weist das Vorhandensein des Haifortsatzes am Hyomandibulargelenk auf Haie hin, so daß *Pristiophorus* in diesem Punkte zwischen Haien und Rochen steht, doch in den wichtigsten Punkten ist er mehr Roche als Hai. Das Verhalten des Facialisaustrittes und seines Ramus palatinus (S. 284) ist ganz und gar abweichend von dem der Haie und kann nur in Beziehung gebracht werden zu den Rochen, speziell zu dem Verhalten von *Rhynchobatus*. Die bei letzterem vorhandene Knorpelspange, die die Austrittsöffnung des R. palatinus von der des Hauptstammes des Facialis trennt, hat sich bei *Pristiophorus* rückgebildet und besteht nur noch aus einem dorsalen und ventralen Fortsatz (S. 285), so daß diese beiden Fortsätze zusammen der Knorpelspange der Rhinobatiden und der anderen Rochen entsprechen.

Auch bezüglich der Schädelbasis (Taf. 15 Fig. 18 Bp) haben wir ein von den Haien abweichendes Verhalten, dagegen eine Übereinstimmung mit den Rochen (S. 287). Einmal fehlt die bei den meisten Haien vorhandene Incisur, die die Orbitabasis in 2 Teile trennt, und dementsprechend auch die Basalecke. Daher gehen die Basis der Labyrinth-, der Orbital- und Ethmoidalregion ohne Grenze ineinander über und bilden eine horizontale Fläche. Wir haben demnach bei *Pristiophorus* die für die Rochen typische flache Schädelbasis. Andererseits darf wiederum das Vorhandensein der palatobasalen Articulation des Palatoquadratum (S. 287) nicht unbeachtet bleiben, die für Haie charakteristisch ist. Doch findet sie sich bei *Pristiophorus* mit der Nivellierung der Basalplatte, mit dem Schwinden der Basalecke und der davor gelagerten Incisur weniger stark ausgebildet als bei den Haien, weist also eine Rückbildung auf, die Beziehung zu den Rochen erkennen läßt.

Mit den Rochen übereinstimmende Zustände zeigen wieder der Ramus ophthalmicus und der von ihm ausgehende Ramus ethmoidalis während ihres Durchtrittes durch die präorbitale Scheidewand und die Nasenkapsel. Der Ramus ophthalmicus tritt nicht wie bei den Haien durch das Orbitaldach in vertikaler Richtung, sondern durchbricht in fast horizontalem Laufe die präorbitale Scheidewand



und gelangt in das Lumen der Nasenkapsel (S. 289), wo sich der Ramus ethmoidalis (S. 291) von ihm löst, ein Verhalten, wie es schon GEGENBAUR als charakteristisch für die Rochen hingestellt hat (1872, p. 72).

Ebenso wie bei den Rochen tritt der Ramus buccalis auf die ventrale Seite der präorbitalen Scheidewand und von hier in die Ethmoidalregion und durchsetzt diese nicht wie bei zahlreichen Haien in einem Orbito-Nasalkanal (S. 292). Auch der Canalis transversus GEGENBAUR's, der bei den Haien in der Sattellehne verläuft und vollständig von deren Knorpel umschlossen ist, zeigt den Rochenzustand, insofern die knorpelige Scheidewand, die den Kanal von der Cranialhöhle trennt, fehlt (S. 297). Eine vollständige Übereinstimmung mit dem Haupttypus der Rochen findet sich weiterhin im Verlauf der Kopfarterien und besonders insofern, als der mediane Zweig der Carotis posterior sich an der ventralen Seite der Basalplatte (Taf. 24 Fig. 76, Taf. 15 Fig. 18 *Ca. po'*) mit dem der anderen Seite zu einem unpaaren Stamme vereinigt, der dann in der Medianlinie der Schädelbasis in die Gehirnhöhle tritt und hier in die Vereinigung der medianen Äste der Carotides anteriores mündet (S. 294).

Auch das Rostrum selber, besonders sein internasaler Teil, zeigt die charakteristischen Rochenmerkmale. Die Basis des Rostrums liegt mit der der Ethmoidal-, Orbital-, Labyrinth- und Occipitalregion in einem Niveau (S. 299). Dementsprechend ist hier ein medianer Kiel, wie man ihn an der Unterseite des internasalen Knorpels bei zahlreichen Haien, insbesondere bei Spinaciden findet, nicht vorhanden, ebenso fehlt jener paarige Einschnitt zwischen Nasenkapsel und Internasalknorpel, den GEGENBAUR bei den Haien Nasallücke nennt. Schließlich besteht keine Durchbohrung des Rostrums, die von der Nasallücke in die Präcranialhöhle führt, wie sie gerade für die Spinaciden typisch ist (S. 299). Wir finden vielmehr ein „undurchbohrtes“ Rostrum, wie es GEGENBAUR (1872) als charakteristisch für die Rochen bezeichnet. Durch die starke Seitenausdehnung des internasalen Teiles des Rostrums sind genau wie bei den Rochen die Nasenkapseln weiter als bei den Haien auseinandergedrängt. Auf dem eigentlichen Rostrum entspricht der mediane unpaare Teil desselben, der die Präcranialhöhle umschließt, dem ganzen knorpeligen Rostrum der Rhinobatiden und Rajiden, während die seitlichen Knorpelleisten sekundäre Neubildungen sind (S. 300).

Auch der Nasenflügelknorpel (S. 309) bietet in zwei wichtigen Punkten Beziehungen zu den Rochen, insofern hier eine Trennung

von den Nasenkapseln bereits ganz eingetreten ist, ferner darin, daß der Nasenring auch hier nach hinten offen ist. In anderer Hinsicht, wie dem Verhalten der Fortsätze ( $\alpha$ ,  $\beta$ ) und des Klappenknorpels, hat *Pristiophorus* eine besondere Richtung eingeschlagen. Ein bemerkenswertes Verhalten zeigt dann *Pristiophorus* hinsichtlich der Ursprungsstelle des *Musculus obliquus inferior* (S. 310). Bei den Haien entspringt er an der präorbitalen Scheidewand (Textfig. D *obl. inf*) ventral von der Insertion des *Musculus obliquus superior*, bei verschiedenen Rochen, wie *Raja* (Textfig. G), *Torpedo*, ist die Insertionsstelle an die ventrale Seite der Basis cranii in der Orbitalregion gerückt. *Pristiophorus* nimmt nun insofern eine eigentümliche Stellung zwischen Haien und Rochen ein, als der *Musculus obliquus inferior* sich hier in 2 Teile gespalten hat (Textfig. F *obl. inf* u. *obl. inf'*), von denen der obere an der Hinterseite der präorbitalen Scheidewand ventral von der Ursprungsstelle des *Musculus obliquus superior* entspringt, der ventrale dagegen an der Basis der Orbita (*obl. inf'*) als dünner Muskel, jedoch von großer Flächenausdehnung.

Auch die Sinneskanäle zeigen ein zwischen Haien und Rochen vermittelndes Verhalten, die Ampullengruppen weisen dagegen bei den einzelnen Selachiern derartig abweichende Modifikationen auf, daß es gewagt erscheint, daran phyletische Folgerungen zu knüpfen.

Ganz anders sind die Resultate, zu denen JAEKEL (1890, p. 104) gekommen ist. Er schreibt:

„Von besonders hohem systematischen Wert sind aber die Austrittsöffnungen der Nerven in der Orbitalgrube. Die Anordnung derselben ist bekanntlich sehr verschieden, aber innerhalb der einzelnen Gruppen sehr konstant. Vergleicht man die hier gegebene Abbildung (fig. 3) mit den Bildern, welche GEGENBAUR in seinem trefflichen Werke auf tab. 1, 2 u. 3 gegeben hat, so überzeugt man sich sofort, dass dieselbe in dem genannten Punkte die vollkommenste Übereinstimmung mit *Acanthias* aufweist, während die übrigen Bilder von *Cestracion*, *Galeus*, *Prionodon*, *Raja*, *Torpedo*, *Pristis* ein durchaus anderes Bild darbieten. Auch bei *Scymnus* ist die Anordnung nicht wesentlich verschieden. Die Übereinstimmung mit *Acanthias* sowohl nach der Abbildung GEGENBAUR's, wie nach den mir vorliegenden Skeleten ist so vollkommen, dass man auch ohne die Nerven selbst zu sehen, über die Deutung der Austrittsöffnungen nicht einen Augenblick im Zweifel sein kann.“ Und weiterhin sagt er dann in seiner Zusammenfassung (p. 116):

„Die einzelnen Teile des Innenskeletes zeigen die grösste Über-

einstimmung mit denen der Spinaciden, der Bau lässt sich dem allgemeinen Typus der Spinaciden unterordnen, aber nicht in allen Beziehungen einer bestimmten Gattung derselben anschliessen.“

Und weiter „die Übereinstimmungen in der Anordnung der Öffnungen für den Austritt der Nerven mit *Acanthias* beweist, dass der Verlauf auch dieser Organe im wesentlichen derselbe ist, wie bei den *Spinacidae*“.

Zunächst möchte ich zu seiner oben erwähnten Textfigur (fig. 3, p. 104) bemerken, daß sie insofern dem tatsächlichen Verhalten nicht ganz entspricht, als verschiedene wichtige Foramina nicht mit angegeben sind, wie das des Facialis und die Eintrittsöffnungen des inneren Astes der Carotis anterior, daß ferner das Palatoquadratum zu weit vorn eingezeichnet ist, während in Wirklichkeit das Gelenk der Palato-Basalverbindung nur wenig das Trigemini-Loch nach vorn überragt. Was nun die tatsächliche Lage der eingetragenen Nervenöffnungen anlangt, so zeigen sie bis zu einem gewissen Grade un-  
leugbar Übereinstimmung mit den *Spinacidae*, aber zum mindesten genau so ähnlich sind jene Lageverhältnisse denen anderer Selachier, wie etwa denen der Rochen oder Notidaniden (S. 293), und zur Beantwortung der Frage nach dem Verhältnis von *Pristiophorus* zu den Rochen oder zu den Haien haben sie so gut wie gar keinen Wert. Welche Merkmale hierzu wirklich zu verwenden sind, hat GEGENBAUR (1872) in seiner grundlegenden Arbeit dargelegt, und ich habe mich bemüht auf ihr weiterzubauen. Dabei bin ich zu meinem von dem JAEKEL'S durchaus abweichenden Resultat gekommen.

Wenn meine Schlußfolgerungen richtig sind, so muß sich jene Übereinstimmung von *Pristiophorus* und den Rochen auch auf andere Regionen des Körpers erstrecken. Ich habe deshalb auch noch den Schultergürtel und den Bau der Wirbel in den Bereich meiner Untersuchung gezogen.

Der Schultergürtel (Taf. 16 Fig. 26 u. 27) zeigt insofern ein primitiveres, haiähnliches Verhalten, als er nicht wie bei den Rochen in Beziehung zur Wirbelsäule tritt und noch nicht die bedeutende Breitenausdehnung und Fensterbildung an den Gelenkflächen der Brustflosse besitzt (S. 315). Dagegen finden sich bereits die für die Rochen charakteristischen 3 Gelenkhöcker (S. 316), ebenso ein 2. Nervenkanal (*u'*, *e'*) zwischen 2. und 3. Gelenkköpfe, ferner die feste Vereinigung der beiderseitigen Hälften an der ventralen Seite. Seiner Gestalt nach kommt er unter den Rochen am nächsten dem von *Rhynchobatus*.

Was die Verkalkung der Wirbelkörper anlangt, so fand ich am



Rumpfwirbel von *Pristiophorus japonicus* (Textfig. H) dieselben Verhältnisse wie HASSE (1879) an den Schwanzwirbeln von *Pristiophorus cirratus*: außer der Kalkschicht des zentralen Doppelkegels findet sich noch eine 2. konzentrische in der Außenzone (S. 314), und weiterhin sitzen die Wirbelbogen getrennt den Wirbelkörpern auf (S. 313). Sie sind demnach, wie HASSE mit Recht angibt, nach dessen Einteilung tectospondyl und zeigen, wie letzterer in seinem „System“ beschrieben hat, ein Verhalten, das direkt zu dem der Rhinobatiden hinüberführt. So hat also die Betrachtung der Wirbel und des Schultergürtels gezeigt, daß auch in dieser Hinsicht *Pristiophorus* eine Zwischenstellung zwischen Haien und Rhinoraji und zwar speziell den Rhinobatiden einnimmt, wie sie eben durch die Untersuchung des Kopfskelets festgelegt wurde.

Daß andererseits *Pristiophorus* nicht direkt zu den Rochen gestellt werden darf, dafür sprechen zunächst noch verschiedene typische Haimerkmale, einmal das bereits erwähnte Vorhandensein des Palatobasalgelenkes (S. 287), dann die primitive haiähnliche Körperform, die allerdings gerade in der Kopfregion eine deutliche rochenähnliche dorsoventrale Verflachung zeigt (vgl. auch Taf. 13 Fig. 6, 7, 10), ferner die geringe Entwicklung der Brustflossen und dementsprechend auch das Fehlen des Schädelflossenknorpels und schließlich auch die Lage der äußeren Kiemenöffnungen vor der Brustflosse.

Betrachten wir nunmehr die seitherige systematische Stellung der Pristiophoriden in der Literatur. Bezüglich der älteren kann ich mich kurz fassen, da JAEKEL (1890, p. 86—87) eine ausführliche Übersicht derselben gegeben hat. Erwähnt sei, daß MÜLLER u. HENLE (1841, p. 97) die von ihnen errichtete neue Gattung *Pristiophorus* in die Familie der Scymni stellen, auf die dann die Familie Squatinae folgt und darauf erst die *Pristidae*. GÜNTHER stellt die Gattung *Pristiophorus* in seinem Catalogue of Fishes (1872, Vol. 8, p. 431) als Fam. *Pristiophoridae* hinter die *Rhinidae*, an das Ende der Haie, die *Pristidae* dagegen an die Spitze der Rochen, wonach die Pristiophoriden direkt zu den Pristiden hinüberführen würden, die er als die primitivsten Rochen ansieht. DUMÉRIL (1865, Vol. 2, p. 461) folgt im wesentlichen dem System von MÜLLER u. HENLE und stellt die Gattung *Pristiophorus* in eine gesonderte Familie, die auf die *Scymnidae* folgt. Bemerkenswert ist die systematische Stellung, die HASSE (1879) auf Grund des Wirbelbaues der Gattung *Pristiophorus* einräumt. Er stellt sie an die Spitze der Plagiostomi tectospondyli (p. 97), zu denen nur noch *Ithina* und außerdem die Rochen gehören,

und bringt dies auch in seinen systematischen Tabellen zum Ausdruck (Tabelle 1 u. 2). Ihm folgt auch ZITTEL in seiner Palaeozoologie (1889—1890, p. 94). HASSWELL (1884, p. 71—119) greift wieder auf das System GÜNTHER's zurück. Von großem Einfluß auf die spätere Literatur ist die oben ausführlich besprochene Arbeit von JAEKEL (1890, 1891, p. 42) geworden, in der *Pristiophorus* als typischer Spinacide bezeichnet und unter die *Spinacidae* als eine Gattung eingereiht wird.<sup>1)</sup> So hat ZITTEL in seinen Grundzügen der Palaeontologie (1895) zwar die HASSE'schen Gruppen beibehalten, stellt aber die Familie *Pristiophoridae* zusammen mit den *Spinacidae* (p. 543) in die Unterordnung der Cyclospondyli. BRIDGE dagegen (1904, p. 457) nimmt wieder die Systematik GÜNTHER's an, insofern als er die Pristiophoriden an das Ende der Haie stellt.<sup>2)</sup>

REGAN (1906, p. 733) schließt sich eng den Ausführungen JAEKEL's an und nimmt die *Pristiophoridae*, als Unterfamilie *Pristiophorinae*, in die Familie der *Squalidae* auf. Einen ähnlichen Platz weist auch GOODRICH (1908) den *Pristiophoridae* an, indem er sie zusammen mit den *Spinacidae* in eine Subordo Squaliformes stellt, deren beide Familien die *Spinacidae* und *Pristiophoridae* sind.

Wenn wir aus den Ergebnissen meiner Untersuchung ein Fazit ziehen wollen, so dürfen wir von der allgemein anerkannten Ansicht ausgehen, daß die Rochen eine (oder zwei) Gruppen von Plagiostomen sind, die von Haien abstammt(en). Wir werden daher nicht nur bei Rochen und Haien viele gemeinsame Merkmale finden, sondern auch erwarten dürfen, daß bei Rochen noch Charaktere vorhanden sind, die mit Recht als Haimerkmale gelten können, weil sie bei diesen in typischer Weise auftreten. Wenn solche bei Formen

---

1) Eine etwas merkwürdige Stellung hat GILL (1893) den Pristiophoriden eingeräumt, indem er sie als 22. Familie in die Ordnung Astero-spondyli stellt, also weder in eine Ordnung mit den *Spinacidae* noch auch in die Nähe der Rochen, sondern mit den *Galeoidei* zusammen. Sollte GILL vielleicht *Pristiophorus* mit *Pristiurus* verwechselt haben?

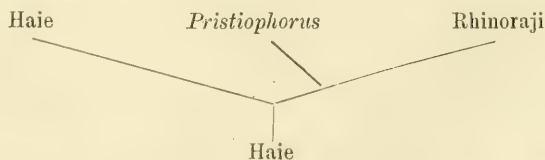
2) Zugleich weist er darauf hin, daß die scharfe Unterscheidung zwischen Selachiern und Batoideen mehr aus praktischen Gründen geschehe, als daß sie auf eine natürliche Trennung zwischen beiden zurückzuführen sei; denn Rhinobatiden und Pristiden nehmen seiner Ansicht nach eine Zwischenstellung zwischen Haien wie *Rhina* und *Pristiophorus* und weiter modifizierten Rochen wie *Raja* und *Torpedo* ein. REGAN vertritt (1906, p. 733) den entgegengesetzten Standpunkt, er will eine scharfe Grenze zwischen Haien und Rochen auf Grund der von ihm angeführten Merkmale durchgeführt wissen.

wiederkehren, so werden wir nicht ohne weiteres den Schluß ziehen können, daß diese eben deswegen zu den Haien gehören, sondern es können in ihnen Eigenschaften gesehen werden, die von den Stammformen her sich erhalten haben. Das wird besonders dann Geltung beanspruchen dürfen, wenn sie in schwächerer Ausbildung auftreten, als dies bei Haien der Fall zu sein pflegt. Unter diesen Gesichtspunkt fallen nun offensichtlich alle die Merkmale von *Pristiophorus*, deren Haiähnlichkeit hervorgehoben worden ist:

1. Palato-Basalgelenk (S. 287).
2. Fehlen des Schädelflossenknorpels (S. 346).
3. Die haiähnliche Körperform (S. 346).
4. Die Lage der Kiemenspalten vor den Brustflossen (S. 346).

Bei ihrer Beurteilung wird man nicht vergessen dürfen zu bedenken, daß *Pristiophorus* die pelagische Lebensweise der Haie beibehalten hat und nicht übergegangen ist zu der bodenbewohnenden der Rochen, aus der sich ein großer Teil der Merkmale dieser Fische ungezwungen erklärt.

Jene Haimerkmale hindern uns also keineswegs *Pristiophorus* als eine Plagiostomenform anzusehen, die den Rochen nach der überwiegenden Mehrzahl ihrer Merkmale sich anschließt. Wollen wir nicht in den daraus zu ziehenden Konsequenzen so weit gehen, *Pristiophorus* für einen echten und unzweifelhaften Rochen zu erklären, sondern zugleich jenen Haimerkmalen Rechnung tragen, so müssen wir *Pristiophorus* als eine Zwischenform zwischen den Haien und den Rochen auffassen, die den letzteren bereits in sehr vielen Punkten gleicht. Wollten wir versuchen unsere Ansicht auch im Stammbaum der Plagiostomen zum Ausdruck zu bringen, so würde *Pristiophorus* dicht oberhalb des Ursprungs des von den Haien abgehenden und in die typischen Rochen auslaufenden Astes einen Platz finden müssen.



Unter diesen Umständen erscheint es mir fast müßig auf die am Eingang gestellte Frage nochmals einzugehen, ob die Rostra von *Pristis* und *Pristiophorus* homolog oder Konvergenzerscheinungen sind, also ob die in der älteren Literatur und auch noch von HASSE (1879)



(unter Hinwegsetzung über entgegenstehende Beobachtungen) vertretene Ansicht Geltung haben soll oder die von JAEKEL aufgestellte, daß „die eigentümliche Rostralbildung bei *Pristiophorus* mit der von *Pristis* nichts zu tun hat, sich aber ungezwungen auf die einiger Spinaciden zurückführen lässt“ (1891, p. 116).

Die Unzulänglichkeit der Herleitung von Spinaciden ist bereits ausreichend erörtert worden. Was die Rostra der beiden Familien (Pristiden und Pristiophoriden) betrifft, so kann auch von einer allgemeinen Homologie nur in dem beschränkten Sinne die Rede sein, daß die mittlere unpaare Partie des Rostrums von *Pristiophorus* dem ganzen Rostrum der Rhinoraji und damit dem mittleren unpaaren Teile dessen der Pristiden entspricht. Sekundär ist die erhebliche Länge des Rostrums und die Existenz paariger Knorpelbildungen zu den Seiten des medialen Teiles, andererseits aber auch die Rostralzähne, die, wie JAEKEL mit Recht dargetan hat (1891), bei Pristiden und Pristiophoriden durchaus verschieden sind (vgl. auch S. 307).

Sobald wir uns aber auf den phylogenetischen Standpunkt stellen, werden wir dazu gedrängt in den beiderseitigen Rostralbildungen nur die Erzeugnisse konvergenter Entwicklungen zu erblicken, zwischen denen ein direkter verwandtschaftlicher Zusammenhang nicht besteht. Wenn, wie wir annehmen müssen, die Pristiden durch gewisse Rückbildungen in Zusammenhang mit ihrer neuen Lebensweise sich von Rhinoraji hergeleitet haben (S. 340), so müssen sie ein Rostrum unabhängig erworben haben von den Pristiophoriden, die den Formen, aus denen die Rhinoraji ihrerseits hervorgegangen sind, jedenfalls näher stehen als irgendeine bis jetzt bekannte Plagiostomenform.

## Literaturverzeichnis.

- ALLIS, ED. PH. (1902), The lateral sensory canals, the eye-muscles and the peripheral distribution of certain of the cranial nerves of *Mustelus laevis*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 45.
- AYERS, H. (1889), The morphology of the carotids, based of a study of the blood-vessels of *Chlamydoselachus anguineus*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 17.
- BROHMER, P. (1908), Die Sinneskanäle und die LORENZINI'schen Ampullen bei *Spinax*-Embryonen, in: Anat. Anz., Vol. 32.
- BRIDGE, T. W. (1904), Fishes, in: Cambridge nat. Hist., Vol. 7.
- CARAZZI, DAV. (1905), Sul sistema arterioso di *Selache maxima* e di altri *Squalidi* (*Acanthius vulgaris*, *Scyllium catulus*, *Scyllium canicula*, *Squatina vulgaris*), in: Anat. Anz., Vol. 26.
- CLAUS, C. und K. GROBBEN (1910), Lehrbuch der Zoologie, Marburg 1910.
- CORNING, H. K. (1902), Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskulatur, in: Morphol. Jahrb., Vol. 29.
- DAVIS J. (1888), On fossil fish remains from the tertiary formation of New Zealand, in: Sc. Trans. Dublin Soc. (2), Vol. 4.
- DAY, F. (1878—1888), The Fishes of India, London.
- DOLLO, L. (1910), La paléontologie éthologique, in: Bull. Soc. belge Géol., Vol. 23, 1909, p. 377—421, tab. 8—10.
- DUMÉRIL, A. (1865), Histoire naturelle des Poissons, Paris.
- DAMES, W. (1883), Über eine tertiäre Wirbelthierfauna von der westlichen Insel des Birket-el-Cherun im Fajum (Aegypten), in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1883.
- EWART, C. J. and J. C. MITCHELL (1891), On the lateral sense organs of *Elasmobranchs*, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 37.
- FRAAS, E. (1907), Säge von *Proprius Schweinfurthi* DAMES aus dem oberen Eocän von Ägypten, in: Neue Jahrb. Min., Vol. 100.

- FÜRBRINGER, K. (1903), Beitr. zur Kenntniss des Visceralskelets der Selachier, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 31.
- FÜRBRINGER, M. (1897), Über die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie, in: *Festschr. GEGENBAUR*, Vol. 3, 1897.
- GARMAN, G. (1885—1886), *Chlamydoselachus anguineus*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, Vol. 12.
- (1888), On the lateral canal system of the Selachia and Holocephala, *ibid.*, Vol. 17.
- GAUPP, E. (1905), Die Entwicklung des Kopfskelets, in: O. HERTWIG, *Handb. der Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, Vol. 3.
- GEGENBAUR, C. (1865), Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft 2. Schultergürtel der Wirbelthiere.
- (1871), Über die Kopfnerven von *Hexanchus* und ihr Verhältnis zur Wirbeltheorie des Schädels, in: *Jena. Ztsch. Med. Naturw.*, Vol. 4.
- (1872), Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Heft 3. Das Kopfskelet der Selachier.
- (1898), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Vol. 1 u. 2.
- \*GILL, TH. (1893), Families and subfamilies of Fishes, in: *Mem. nat. Acad. Sc.*
- GOODRICH, E. S. (1909), Cyclostomes and Fishes in: RAY LANKESTER, *Treat. Zool.*
- GÜNTHER, A. (1870), Catalogue of the Fishes in *Brit. Mus.*, Vol. 8.
- HASSE, C. (1879), Das natürliche System der Elasmobranchier.
- HASWELL, W. A. (1884a), Studies of the Elasmobranch skeleton, in: *Proc. Linn. Soc. New South Wales*, Vol. 9.
- (1884b), Note on the young of *Pristiophorus cirratus*, *ibid.*
- HELBING, H. (1904), Beiträge zur Anatomie und Systematik der Laemargiden, in: *Nova Acta Acad. Leopold-Carol. Halle*, Vol. 82.
- HERTWIG, O. (1874), Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und Zähne der Selachier, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 8.
- HOCHSTETTER, F. (1888), Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Venensystems der Amphibien und Fische, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 13.
- HOFFMANN, C. K. (1899), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachier, *ibid.*, Vol. 27.
- HOFMANN, M. (1900), Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksarterien, in: *Ztschr. Morphol. Anthropol.*, Vol. 2.
- HYRTL, J. (1858), Das arterielle Gefäßsystem der Rochen, in: *Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl.*, Vol. 15.
- (1872), Die Kopfarterien der Haifische, *ibid.*, Vol. 32.
- JAEKEL, O. (1890), Über die systematische Stellung und über fossile Reste der Gattung *Pristiophorus*, in: *Ztschr. deutsch. geol. Ges.*, Vol. 42.
- (1891), Über die Gattung *Pristiophorus*, in: *Arch. Naturgesch.*, Vol. 57.
- (1894), Die eocänen Selachier vom Monte Bolca, Berlin.



- KLAATSCH, H. (1890), Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 12.
- KÖLLIKER, A. (1860), Über den Bau der Säge des Sägefisches, in: *Würzburg. naturw. Ztschr.*, Vol. 1.
- LATHAM, F. R. (1793), An essay on the various species of Saw-fish, in: *Trans. Linn. Soc. London*, Vol. 2.
- LEYDIG, FR. (1852), Beiträge zur microsc. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie, Leipzig.
- LUTHER, A. (1909), Untersuchungen über die von N. trigeminus innervierte Muskulatur der Selachier (Haie und Rochen), in: *Acta Sc. Fennicae, Helsingfors* 1909, Vol. 36.
- MÜLLER, J. und J. HENLE (1841), Systematische Beschreibung der Plagiostomen, Berlin.
- OWEN, R. (1840), *Odontography*, London.
- (1866), On the anatomy of Vertebrates, Vol. 1, Fishes and Reptiles.
- PARKER, T. J. (1887), On the blood-vessels of *Mustelus antarcticus*, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. 177.
- PARKER, W. K. (1874), On the structure and development on the skull in Sharks and Skates, in: *Trans. zool. Soc. London*, Vol. 10.
- PARKER, W. K. u. G. T. BETTANY (1879), Die Morphologie des Schädels, übers. v. VETTER, Stuttgart.
- REGAN, C. TATE (1906), A classification of the Selachian Fishes, in: *Proc. zool. Soc. London*, 1906.
- (1908), Description of new or little known fishes from the coast of Natal, in: *Ann. Natal Gouvernm. Mus. London*.
- SEWERTZOW, A. N. (1899), Die Entwicklung des Selachierschädels, in: *Festschr. KUPFFER*, Jena.
- STANNIUS, H. (1849), Das periphere Nervensystem der Fische, Rostock.
- (1854), *Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere*. Buch 1. Fische, Berlin.
- STROMER, E. (1903), Haifischzähne aus dem unteren Mokattam bei Wastu in Aegypten, in: *Neues Jahrb. Mineral.*, Jg. 1903.
- (1905), Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Aegypten. I. Teil. Selachier, in: *Beitr. Paläontol. Geol.*, Vol. 18.
- TIESING, B. (1896), Beitr. zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 30.
- WIEDERSHEIM, R. (1906), *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, Jena.
- WILLIAMSON, W. (1851), Investigation into the structure and development of the scales and bones of Fishes, in: *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, Vol. 2.
- WHITE, PH. J. (1889), The skull and visceral skeleton of the Greenland

- shark *Laemargus microcephalus*, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 37.
- WOODWARD, A. SMITH (1889), Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum, part 1. Containing the Elasmobranchii, London 1889.
- (1898), Outlines of Vertebrate palaeontology.
- (1889), Remarks upon an extinct Saw-fish (*Sclerorhynchus atavus*), in: Proc. zool. Soc. London, 1889.
- ZITTEL, K. A. (1887—1890), Palaeozoologie, Vol. 3, Vertebrata.
- (1895), Grundzüge der Palaeontologie.

## Erklärung der Abbildungen.

### Knorpelskelet.

- $\left. \begin{array}{l} a \text{ Vorsprung des vorderen} \\ \beta \text{ Vorsprung des hinteren} \\ \gamma \text{ Vorsprung des äußeren} \end{array} \right\} \text{Bogenganges}$
- Alv* Zahnalveolen  
*Bfl* Brustflosse  
*Bp* Basalplatte  
*Bstr* starke Bindegewebsmasse am Seitenrand des *Pristiophorus*-Kopfes  
*bu* Einbuchtung des Rostralknorpels, in der der Tentakel eingesenkt ist  
*Camp* Ampullenkanal des Rostrums von *Oxypr. cuspidatus*  
*Cn* Nervenkanal des Rostrums  
*Co* Occipitalleiste  
*ep* orbitale Öffnung des Präorbitalkanals  
*Cpr* Präorbitalkanal  
*ew* orbitale Öffnung des Orbitonasalkanals  
*Cw* Orbitonasalkanal  
*D* Präfrontallücke  
*Der* Rostralzähne  
*Derv* ventrale Reihe derselben am *Pristiophorus*-Rostrum  
*El* Elastischer Knorpelstab des Tentakels  
*Fo* Occipitalloch  
*fon* Lücke im Dach der Nasenkapsel  
*g* Gelenkfläche für den Zungenbeinbogen  
 $\left. \begin{array}{l} g_1 \text{ vordere} \\ g_2 \text{ hintere} \end{array} \right\} \text{Gelenkfläche für den Zungenbeinbogen}$   
*gf* hinterer Fortsatz des Pfannenrandes (Haifortsatz)  
*Kn* Mediale Knorpelmasse des Rostrums  
*Knl* laterale paarige Knorpelleiste am *Pristiophorus*-Rostrum  
*Kn'* verdünnter Teil derselben  
*la* knorpliger Boden der Nasenkapsel

- Lon* 1. Lücke des Orbitonasalkanals  
*Lon\** 2. Lücke des Orbitonasalkanals  
*Lpr* Lücke des Präorbitalkanals  
*Lpr\** Vordere Fortsetzung der Lücke des Präorbitalkanals bei *Pristis perrotteti* und *pectinatus*  
*Lpr\*\** von der Lücke getrennte Austrittsöffnungen bei *Oxypristis cuspidatus*  
*M* Schädelknochenknorpel  
*M'* vorderer Fortsatz des Schädelknochenknorpels  
*mg* palato-basale Gelenkfläche  
*N* Nasenkapsel  
*oc* Occipitalcondylus  
*op* seitlicher Occipitalfortsatz  
*os* Augensiel  
*pb* Höcker an der Gelenkfläche des Palatoquadratum  
*Per* Präcranialhöhle (mittlerer unpaarer Kanal des Pristidenrostrums)  
*Pg* Parietalgrube  
*Po* Postorbitalfortsatz  
*Prs* präorbitale Scheidewand  
*r* Knorpelstrahl der Brustflosse (*Raja*)  
*r'* Knorpelstäbchen am Seitenrande des *Pristis*-Rostrums  
*Sch* laterale Wand des Nasenkanals  
*sk* Seitenrand der Cranialhöhle  
*sw* Seitenwand der Cranialhöhle  
*sw'* Seitenwand der Präcranialhöhle  
*Ten* Tentakel  
*To* (*Od*) Orbitaldach  
*Th* Fortsatz, auf dem das Hyomandibulargelenk angebracht ist (Rochenfortsatz)  
*Vp* Vestibularvorsprung des Labyrinths  
*Wew* Wand des Orbitonasalkanals  
*Wpr* Wand des Präorbitalkanals

#### Nerven.

- $\phi$  Foramina supraorbitalia  
 $\chi$  Foramina infraorbitalia  
*Abd* Abducens  
*f* Knorpelhöcker am Facialisaustritt  
*Fa* Facialis  
*Gp* Glossopharyngeus  
*h* Ästchen des Ramus ophthalmicus superficialis, die den dorsalen Teil des Supraorbitalkanals auf d. Rostrum innervieren  
*Ocm* Oculomotorius  
*Ocm'* dorsaler Ast d. Oculomotorius  
*Ocm<sup>u</sup>* } ventrale Äste d. Oculomotorius  
*Ocm<sup>m</sup>* }  
*Op* Opticus  
*p* Ästchen des Ramus ophthalmicus superficialis, die den ventralen Teil des Supraorbitalkanals innervieren



*q. r, s* drei Äste des äußeren Buccalisastes

*R. Bc* Ramus buccalis

*R. Bc'* äußerer Ast des Buccalis

*R. Eth* Ramus ethmoidalis (des *R. ophthalmicus*)

*R. Eth'* Ästchen desselben

*R. H. M* *R.* hyomandibularis

*R. Max* *R.* maxillaris

*R. Oph'* Ästchen d. *R. ophthalmicus*

*R. Oph. prof* Ramus ophthalmicus profundus

*R. Oph. sup* Ramus ophthalmicus superficialis

*R. Oph (Tr')* Ramus ophthalmicus

*Tr* Trigemini

*Tro* Trochlearis

*Vg* Vagus

*x'* Ästchen des *R. buccalis*, den ventralen Teil des Supraorbitalkanals auf dem Rostrum innervierend

*Z* spino-occipitaler Nerv

### Sinnesorgane.

#### Sinneskanäle.

*Hy. C* Hyomandibularkanal

*Inf. C* Infraorbitalkanal

*Inf. C<sub>1-9</sub>* einzelne Teile desselben

*La. C* Lateralkanal

*Rö* ausführende Röhren der Sinneskanäle

*Supr. C* Supraorbitalkanal

*Supr. C<sub>1-5</sub>* einzelne Abschnitte desselben

#### LORENZINI'sche Ampullen.

*A. Bc. Gr* äußere Buccalisgruppe

*En. Bc. Gr* innere Buccalisgruppe

*Tr'. Gr* Ophthalmicusgruppe

#### Gefäße.

*Art. cibr* Arteria cerebralis

*Art. oph* Arteria ophthalmica

*Art. orb* Arteria orbitalis

*Art. ott* Arteria optica

*Art. ro* Arteria rostralis

*Ca. ant* Carotis anterior

*Ca. ant'* medianer Stamm d. Carotis anterior

*Ca. po'* medianer Stamm d. Carotis posterior

*Si. orb* Orbitalsinus

*V. cibr. ant* Vena cerebralis anterior

- V. cr. p* Vena cerebialis posterior  
*V. fa* Vena facialis ventralis  
*Vfo* Orbitale Austrittsstelle derselben  
*V. jug* Vena jugularis  
*V. ro* Vena rostralis  
*V. ro'* Ästchen derselben

### Augenmuskeln.

- obl. inf* Musculus obliquus inferior  
*obl. inf'* ventraler Teil des Musc. obliquus inferior bei *Pristiophorus*  
*obl. sup* Musculus obliquus superior  
*rect. ext* Musculus rectus externus  
*rect. inf* Musculus rectus inferior  
*rect. int* Musculus rectus internus  
*rect. sup* Musculus rectus superior

### Tafel 13.

Fig. 1. Querschnitt durch das Rostrum von *Oxypristis cuspidatus* in der Nähe der Spitze. Obj. G, Mikrophotogramm. 12:1. *a* äußere Prismenlage. *b* Prismenlage der Alveolen. *bg* longitudinale Bindegewebsstränge. *bgi* long. Bindegewebe die Rostralkanäle auskleidend. *c* innere Prismenlage (Auskleidung der Kanäle). *kn'* hyaliner Knorpel. *kpr* Kalkprismen.

Fig. 2 u. 3. Rostra von *Oxypristis cuspidatus*. Phot. 7:1.

Fig. 4. Rostrum von *Pristis antiquorum*. Phot. 7:1.

Fig. 5. Rostrum von *Pristis pectinatus*. Phot. 7:1.

Fig. 6. Embryo von *Pristiophorus nudipinnis*. Seitenansicht. Phot. 0,6:1.

Fig. 7. Kopf mit Rostrum von *Pristiophorus nudipinnis*, Embryo. Seitenansicht. Phot. 1:1.

Fig. 8. Kopf mit Rostrum von *Pristiophorus nudipinnis*, Embryo. Ventrale Seite. 1:1. *dvcom* dorsoventrale Kommunikation des Supra-orbitalkanals. *Nkl* Nasenklappe.

Fig. 9. Kopf mit Rostrum von *Pristiophorus japonicus*, von der dorsalen Seite. Phot. 0,2:1.

Fig. 10. Kopf mit Rostrum von *Pristiophorus japonicus*. Seitenansicht. Phot. 0,2:1.

### Tafel 14.

Fig. 11. Schematische Rekonstruktion der vorderen Kopfregion von *Pristis perrotteti*, dorsale Seite. 4,2:1. *a—h* Ästchen des Ramus ophthalmicus superficialis, den Supraorbitalkanal innervierend. *f<sub>1</sub>—f<sub>6</sub>* die durch die Lücke des Präorbitalkanals austretenden Ästchen des R. oph-

thalmicus superficialis.  $i-p$  Äste des R. ophthalmicus superficialis, die den ventralen Teil des Supraorbitalkanals innervieren.

Fig. 12. Schematische Rekonstruktion der vorderen Kopfgregion von *Pristis perrotteti*, ventrale Seite. Vgl. Zeichenerklärung von Fig. 11. 4,2:1.  $q, r, s$  drei Äste des äußeren R. buccalis } den Infraorbitalkanal inner-  
 $t-x$  Äste des inneren R. buccalis } vierend

Fig. 13. Schematische Rekonstruktion der vorderen Kopfgregion von *Pristiophorus nudipinnis*, Embryo, ventrale Seite. 9,2:1.  $Amp_1-Amp_5$  die 5 Untergruppen der äußeren Buccalisgruppe der LORENZINI'schen Ampullen.  $b_2-b_{10}$  Ästchen des Ramus buccalis.  $R. Bc''$  zweiter äußerer Ast des Ramus buccalis, der zur äußeren buccalen Ampullengruppe führt.

Fig. 14. Schema der Sinneskanäle am Kopfe von *Pristis*, dorsale Seite.

Fig. 15. Schema der Sinneskanäle am Kopfe von *Pristis*, ventrale Seite.

Fig. 16. Schema der Sinneskanäle am Kopfe von *Pristiophorus nudipinnis*, dorsale Seite.

Fig. 17. Schema der Sinneskanäle am Kopfe von *Pristiophorus nudipinnis*, ventrale Seite.

#### Tafel 15.

Fig. 18. Neurocranium von *Pristiophorus japonicus*, ventrale Seite. 1,3:1.

Fig. 19. Neurocranium von *Pristiophorus japonicus*, dorsale Seite. 1,3:1.

Fig. 20. Neurocranium von *Pristiophorus japonicus*, Seitenansicht. 1,3:1.

Fig. 21. Vorderer Teil des Neurocraniums von *Pristis pectinatus*, Seitenansicht. 1,3:1.  $cp$  orbitale Öffnung des Präorbitalkanals.  $w$  orbitale Öffnung des Orbitonasalkanals.  $To$  Orbitaldach.  $Vpo$  Orbitale Mündung der Vena facialis ventralis.

#### Tafel 16.

Fig. 22. Neurocranium von *Pristis pectinatus* von der dorsalen Seite. ca. 4:5.

Fig. 23. Neurocranium von *Pristis pectinatus* von der ventralen Seite. ca. 4:5.

Fig. 24. Vorderer Teil des Neurocraniums von *Oxypristis cuspidatus*, dorsale Seite. 1:1.

Fig. 25. Vorderer Teil des Neurocraniums von *Oxypristis cuspidatus*, ventrale Seite. 1:1.  $cp$  orbitale Öffnung des Präorbitalkanals.  $Camp'$  ventrale Öffnung des Ampullenkanals des Rostrums.  $ew$  ( $w$ ) hintere Öffnung des Orbitonasalkanals.

Fig. 26. Schultergürtel von *Pristiophorus japonicus* von der Außenseite. 1:1.



Fig. 27. Schultergürtel von *Pristiophorus japonicus* von der Innenseite. 1:1. (Zeichenerklärung für Fig. 26 u. 27.) *a* Längsleiste an der Außenseite des Schultergürtels. *e* gemeinsame Grube, in der die Eintrittsöffnungen der Nerven liegen. *e'* dessen innere Öffnung. *g*<sub>1</sub>—*g*<sub>3</sub> die drei Gelenkköpfe. *ki* Stützpunkt des letzten Kiemenbogens. *ll* Längskante an der Innenseite des Schultergürtels. *lv* dorsale Verlängerung des Schultergürtels. *o* obere Austrittsöffnung der Flossennerven. *pl* dünnes Knorpelblatt, die vordere Fortsetzung des Knorpelbalkens. *ql* quere Leiste, auf der die Gelenkköpfe angebracht sind. *u* untere Austrittsöffnung der Flossennerven. *u'* zweiter Nervenkanal zwischen 2. u. 3. Gelenkkopf. *vB* ventraler Knorpelbalken.

Fig. 28. Neurocranium von *Pristiophorus japonicus*. Ansicht von hinten. ca. 5:4.

#### Tafel 17.

Fig. 29. Querschnitt durch die vordere Orbitalregion von *Raja clavata*. 7:1.

Fig. 30. Querschnitt durch das Neurocranium von *Raja clavata* an der Grenze von Orbital- und Ethmoidalregion. 7:1.

Fig. 31. Querschnitt in der Gegend der Nasenkapseln. 7:1.

Fig. 32. Querschnitt in der Gegend des Vorderendes der Nasenkapseln. 7:1.

Fig. 33. Querschnitt unmittelbar vor den Nasenkapseln. 7:1.

Fig. 34. Querschnitt etwa in der Mitte des Rostrums von *Raja clavata*. 7:1.

Fig. 35. Querschnitt am vorderen Teile des Rostrums von *Raja clavata*. 7:1.

Fig. 36. Querschnitt an der Spitze des Rostrums von *Raja clavata*. 7:1.

#### Tafel 18.

Fig. 37. Querschnitt durch das Rostrum eines *Pristis perrotteti*-Embryos von 35 cm Länge nahe der Spitze. Auf der rechten Seite ist die Scheidewand zwischen zwei Alveolen getroffen. 15:1. *Sch* Scheidewand zwischen zwei Alveolen.

Fig. 38. Querschnitt durch dieselbe Partie, hier sind zwei Alveolen getroffen. 15:1.

Fig. 39. Querschnitt durch das Rostrum desselben Tieres, nahe dem hinteren Ende. 15:1.

Fig. 40. Querschnitt durch das Rostrum eines *Pr. pectinatus*-Embryo. 20:1.

Fig. 41. Querschnitt durch das Rostrum eines *Orypristis cuspidatus*-Embryos von 33 cm Länge. 20:1. *qk* Verbindungskanalchen von Nervenkanal und Ampullenkanal.

Fig. 42. Querschnitt durch das Rostrum eines *Pr. perrotteti*-Embryos von 22 cm Länge. 20:1.

Fig. 43. Querschnitt durch das Rostrum des *Pr. perrotteti*-Embryos von 35 cm Länge, unmittelbar hinter dem hintersten Zahnpaare. 7 : 1.

Fig. 44. Querschnitt durch das Rostrum desselben Tieres, unmittelbar vor der Nasenkapsel. 4,5 : 1.

## Tafel 19.

Fig. 45, 46. Querschnitte durch die vordere Kopfregion des *Pr. perrotteti*-Embryos von 35 cm Länge, an der Gegend des Vorderendes der Nasenkapseln. 4,5 : 1.

Fig. 47, 49. Querschnitte durch die Ethmoidalregion desselben Tieres in gleicher Höhe mit der Mitte der Nasenkapsel. 4,5 : 1.

Fig. 48. Querschnitt durch den Kopf desselben Tieres auf der Grenze von Ethmoidal- und Orbitalregion. 4,5 : 1.

Fig. 50--52. Querschnitte durch die Orbitalregion desselben Tieres. 4,5 : 1.

## Tafel 20.

Fig. 53. Querschnitt durch das Rostrum von *Oxypristis cuspidatus* unmittelbar vor der Nasenkapsel. 4,5 : 1.

Fig. 54. Querschnitt in der Höhe des Vorderendes der Nasenkapsel desselben Tieres. 4,5 : 1.

Fig. 55. Querschnitt in der Höhe der Grenze von Ethmoidal- und Orbitalregion desselben Tieres. 4,5 : 1.

Fig. 56. Querschnitt durch die Orbitalregion desselben Tieres. 4,5 : 1.

Fig. 57. Querschnitt durch das Rostrum von *Pristiophorus nudipinnis*, Embryo. 7 : 1. *dveom* dorso-ventrale Kommunikation des Supraorbitalkanals. *R. Eth'* Ästchen des Ramus ethmoidalis, Rostralzähne innervierend. *R. Oph'* Ästchen des Ramus ophthalmicus, durch die laterale Knorpelleiste zur ventralen Oberfläche dringend.

Fig. 58. Querschnitt durch das Rostrum desselben Tieres kurz vor den Nasenkapseln. 7 : 1.

Fig. 59. Querschnitt durch das Vorderende der Nasenkapsel desselben Tieres. 7 : 1.

## Tafel 21.

Fig. 60. Röntgenaufnahme des Vorderteiles von *Rhynchobatus djeddensis*. 3 : 4. *kib* Kiemenbogen, *aki* äußere Kiemenspalten.

Fig. 61. Röntgenaufnahme von *Rhinobatus thonini*. 3 : 4.

Fig. 62. Röntgenaufnahme von *Oxypristis cuspidatus*. 3 : 4.

Fig. 63. Röntgenaufnahme von *Raja oxyrhyncha*. 3 : 4.

Tafel 22.

*Pristiophorus nudipinnis*, Embryo.

Fig. 64, 65. Querschnitte durch die Nasenkapsel. 7:1.

Fig. 66. Querschnitt an der Grenze von Orbital- und Ethmoidal-region. 7:1.

Fig. 67, 68. Querschnitte durch die vordere Orbitalregion. 7:1.

Tafel 23.

*Pristiophorus nudipinnis*, Embryo.

Fig. 69—71. Querschnitte durch die hintere Orbitalregion. 7:1.

Fig. 72. Querschnitt durch den vorderen Teil der Labyrinthregion. 7:1.

Fig. 73, 74. Querschnitte durch die Basis der Labyrinthregion. 7:1.

Tafel 24.

*Pristiophorus nudipinnis*, Embryo.

Fig. 75. Querschnitt durch die Labyrinthregion in der Höhe des Trigeminaustrittes. 7:1.

Fig. 76. Querschnitt durch den dorsalen Teil der Labyrinthregion in der Höhe des Facialisaustrittes. 7:1.

Fig. 77—80. Querschnitte durch die hintere Labyrinth- und die Occipitalregion. 7:1.



Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.

# Über *Balanoglossus carnosus* (Wille) und eine ihm nahestehende, neue Art von Neucaledonien.

Von

Otto Maser (Gießen).

Mit Tafel 25—29.

Vorliegende Arbeit habe ich auf Veranlassung meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. J. W. SPENGEL, unternommen. Sie gilt hauptsächlich der Untersuchung einer unbekannten *Balanoglossus*-Art aus Neucaledonien. Zum Vergleich unterzog ich auch den von WILLEY beschriebenen *Balanoglossus carnosus* einer genauen Nachuntersuchung, dessen nahe Verwandtschaft mit der neuen Art nach dem ähnlichen Verhältnis von Eichel und Kragen zu vermuten war.

Gute Dienste leisteten mir eine Anzahl Schnittserien von *B. clavigerus*, *Gl. sarniensis* und *Gl. minutus* aus den Präparatensammlungen des Zoologischen Instituts in Gießen.

Herrn Prof. SPENGEL bin ich für seinen wertvollen Rat sowohl wie für die freundliche Überlassung des Materials zu großem Dank verpflichtet.

## *Balanoglossus carnosus* (WILLEY).

WILLEY sammelte das Material, auf Grund dessen er die Art „*Ptychodera (Balanoglossus) carnosa*“ aufstellte, in der Blanche Bay

zwischen Kap Gazelle und der Insel Matupi (Neupommern). Er hat selbst die Beschreibung seines Fundes gegeben und die Maße der ihm zur Verfügung stehenden Exemplare in einer Tabelle zusammengestellt, die ich in dem Kapitel über *B. numeensis* wiedergebe. Der bei der Untersuchung übriggebliebene Teil des Materials gelangte als Geschenk in die Hände des Herrn Prof. SPENGLER, wodurch sich mir die Gelegenheit bot, folgende Stücke zu untersuchen:

1. Ein Exemplar, das aus Eichel, Kragen, Branchiogenitalregion und einem sehr kurzen Stück Leberregion bestand. Eichel und Kragen waren gut erhalten, die Gonaden dagegen in halb zerstörtem Zustand. Die Genitalregion und der hintere Teil der Kiemenregion waren unsymmetrisch ausgebildet.

2. Ein Bruchstück der Branchiogenitalregion. Es gehörte einem sehr großen, alten, männlichen Exemplar an und war gut konserviert. Querdurchmesser 10 mm, dorsoventraler Durchmesser 13 mm.

3. Ein kurzes, rundliches Stück Genitalregion. Seitendurchmesser 7 mm, Höhendurchmesser 8 mm. Es ist im Gegensatz von den vorhergehenden weißen Stücken von grünlicher Farbe.

Bei der Beschreibung eines Materials, das von WILLEY bearbeitet worden ist, war es von vornherein kaum zu erwarten, daß die Nachuntersuchung Abweichungen zutage fördern würde, die weit über die Grenzen individueller Variation hinausgingen. Wenn ich trotzdem WILLEY's Kennzeichnung der Art einige Bemerkungen hinzufüge, so geschieht es im Hinblick auf eine mit *B. carnosus* zu vergleichende, ihm sehr nahestehende Art von Numea (Neucaledonien) und auf die interessanten, von WILLEY nicht berücksichtigten Verhältnisse des Gefäßsystems des Postbranchialdarmes. Auf Einzelheiten der Anatomie des *B. carnosus* werde ich in dem Teil über *B. numeensis* oft zurückkommen.

Seit dem Erscheinen von WILLEY's Arbeit in seinen „Zoological Results“ ist *B. carnosus* nur einmal wieder aufgefunden worden; und zwar soll unter den von STANLEY GARDINER an der Küste der Malediven und Laccadiven gesammelten und von R. C. PUNNETT untersuchten Enteropneusten der größere Teil eines riesigen Exemplars und einige kleinere Bruchstücke von *B. carnosus* gefunden worden sein. R. C. PUNNETT hat die Maße des Tieres mitgeteilt, die sich in den Grenzen der von WILLEY genommenen Messungen halten, jedoch keine Schnittuntersuchung vorgenommen. Eine farbige Skizze, die die Ausführungen PUNNETT's ergänzt, zeigt das Tier in einer

gelbbraunen Lehmfarbe, von der die Innenseite der Flügel und der Kragen durch einen lebhaft gelben Ton kontrastieren. (Nach WILLEY findet sich die gelbe Farbe ebenfalls, meist ist jedoch die Färbung der Branchiogenitalregion oder der Gonaden „salmon or purplish“.) Ob wirklich dieser Fund mit *B. carnosus* zu identifizieren ist, mag bei dem Mangel einer inneranatomischen Untersuchung, die bei der Bestimmung der Enteropneusten unerlässlich ist, und bei der sicherlich großen Zahl unbekannter Arten dahingestellt bleiben.

Was das Äußere meines Materials betrifft, so kann ich der Beschreibung, wie sie WILLEY gegeben hat, vollständig zustimmen und habe Neues nicht hinzuzufügen. Die relativ kleine Eichel, umhüllt von dem außerordentlich großen Kragen, die charakteristische Einschnürung in dessen Mitte, wie sie aus WILLEY's Abbildung zu ersehen ist, der steil abfallende hintere Rand der Genitalpleuren mit dem ausgeprägten, pleurenlosen Intervall zwischen Genital- und Leberregion, die größte Entwicklung der Gonaden erst hinter der Kiemenregion, alle diese Kennzeichen wiederholen sich mit strikter Genauigkeit. Ebenso fand ich die kleinen Hautinselchen, die aus besonders reich entwickelten Drüsenzellen bestehen, auf der Innenseite der Pleuren vor. Die Genitalflügel selbst schlossen sich durch „a mucous junction“ fest aneinander. Andererseits konnte ich nicht nachweisen „the brown-pigmented groove, running along the inner base of the genital pleurae“, die eine Fortsetzung der Submedianlinie nach hinten in die Genitalregion bilden soll. Ebenso genügte das dürftige Stück Leberregion nicht, um WILLEY's Befunde aus dieser Region zu bestätigen. WILLEY schreibt darüber: „The hepatic region commenced with about a dozen brown hepatic coeca which were followed by a long stretch of foliaceous, dull yellowish saccules, and these again by a still longer gradually decreasing series of brown lobes. The larger saccules are finely digitate or crenulate at their free margin and are quite lamelliform like the leaves of a book, being extraordinarily flattened antero-posteriorly and closely crowded together“ (WILLEY, 1902, p. 249). Die in meinen Händen befindliche Leberregion wies keine solche Differenzierung der Säckchen auf. Sie waren vielmehr gleichmäßig plattgedrückt, beil- bis hakenförmig und ähnelten der Krücke eines Spazierstockes. An ihrer Biegungsstelle von der senkrechten in die wagrechte Richtung erreichen sie ihren größten Breitendurchmesser. Das Hakenende fand ich charakteristisch kreisförmig abgerundet, der Rand der Säckchen war glatt.



## Die Eichel (Taf. 25 Fig. 1—5, Taf. 26 Fig. 7).

In dem vorderen Teil der Eichel konnte WILLEY eine kleine zentrale Höhle unterscheiden, die, mit einem zelligen Konglomerat erfüllt, bis vor die Spitze des Zentralkomplexes der Eichel reichte. Nach meinen Beobachtungen ist eine solche Zentralhöhle nicht vorhanden. Die Eichelspitze stellt vielmehr mit ihrer starken Muskulatur ein ziemlich kompaktes Organ vor. Die mäßig starke Ringmuskulatur behält gleiche Schichtdicke und bildet keinen Ringmuskulwulst an der Basis der Eichel wie bei *B. clavigerus*. Die Längsmuskulatur des äußeren Cölomblattes ist dagegen kräftig entwickelt. Eingebettet ist sie in jenes feine Bindegewebe, das als Perimysium die Muskelfasern umscheidet und weiter hinten, wenn die Längsmuskeln vor der Spitze des Zentralkomplexes sich der Epidermismembran zuwenden, in das diese Organmasse einhüllende Bindegewebe übergeht. Die Längsmuskulatur hat das bekannte, zerklüftete Aussehen, das durch die Zerreißung des Bindegewebes zwischen den in Radien angeordneten Muskelzügen hervorgerufen wird. Zwischen diesen radialen Muskelbündeln sowohl wie zwischen den einzelnen Muskelfasern findet sich in außerordentlicher Menge jenes feine, filzartige Gewebe, das nach SPENGEL (Neue Beiträge I, p. 280) aus dünnen Muskelfasern besteht. WILLEY hat dieses dichte Gewebe zuerst bei *Pt. flava* als „a characteristic peripheral aponeurosis“, das einen zentralen Hohlraum umgibt und auf der Dorsal-seite stärker entwickelt ist als ventral, beobachtet (WILLEY, 1902, p. 229). Auch bei *Bal. carnosus* findet er als umgebende Hülle des oben erwähnten Hohlraumes „a feeble aponeurosis“, deren Bestandteil, das Fasergewebe, sich hinter der kleinen Zentralhöhle wieder vorfindet. Dieses Fasergewebe ist in meinem Exemplar sehr üppig entwickelt und durchsetzt den ganzen vorderen muskulösen Teil der Eichel. Übrigens lassen die Längsmuskeln die zentrale Eichelachse vollständig frei, welcher Raum vom Filzgewebe ausgefüllt wird. Die Längsmuskeln bilden in ihrer größten Dichte einen Längszylinder, der sich vor der Spitze des Zentralkomplexes fächerförmig, doch vor allem dorsal und lateral ausbreitet. Noch in hinteren Schnitten finden sich ihre Fortsetzungen als zwei dorsolaterale Muskelwülste, deren Muskelfasern die der hinteren Eichelmuskulatur beträchtlich an Stärke übertreffen. Die Spitze des Zentralkomplexes ist, wie schon WILLEY mitteilt, vollständig von der wuchernden Splanchnothek überdeckt, die jedoch weiter hinten zu einer dünnen, die zentralen Organe um-

kleidenden Schicht reduziert wird. Dort bildet sich ein freier, ringförmiger Hohlraum zwischen den beiden Cölomblättern. Eine dorso-ventrale Muskelplatte, die vor dem Zentralkomplex, etwa in der bei *B. clavigerus* sich vorfindenden Ausbildung, verlief, ist nicht vorhanden, doch bemerkt man sie als eine aus wenig zahlreichen Muskelfasern bestehende Wand auf der Höhe dieser Organe, ohne daß es im vordersten Teil zur Entstehung eines Septums kommt. In der hinteren Region der Eichel begleiten die dorsoventralen Fasern deutlich die dorsolateralen Wände der Herzblase und das ventrale Septum. An dem Übergang zum Eichelstiel wird die Kapazität des Cölomhohlraumes stark verringert. Die Seitenwände des somatischen Blattes werden dünner, weil die Längsmuskulatur vollständig in der durch das Septum zweigeteilten Ventralseite verläuft. Auf der Höhe des Eichelporus findet man sie als ventrale, dicke Längsmuskelwülste, deren Fasern größtenteils hier an der Epidermismembran endigen und sich nicht in die ventralen Cölomtaschen fortsetzen. An gleicher Stelle endigt auch in Übereinstimmung mit WILLEY's Beschreibung die rechte Hälfte des Cöloms oder, wie sie WILLEY nennt, „the right dorsal canal“. Dieser Dorsalkanal beteiligt sich auch an der Bildung der chondroiden Substanz. Dadurch, daß dorsal das Cölom caudalwärts blind endigt, ventral sich aber fortsetzt, entsteht eine wohl abgeschlossene rechte ventrale Cölomtasche. Auf gleicher Schnitthöhe ist die linke Cölomhälfte noch ein einheitlicher Raum, d. h. ventraler und dorsaler Teil noch nicht voneinander geschieden. Diese Sonderung tritt jedoch in den darauffolgenden Schnitten ein. Die linke Cölomhälfte mündet dorsal mit weiter Öffnung in die Eichelpforte ein, die eine sehr bedeutende mediale Blase bildet und von merkwürdigem Bau ist (Taf. 25 Fig. 3 u. 4).

Die aus sehr regelmäßigem Flimmerepithel bestehende Blase liegt in einer hügelartigen Wulstbildung der Epidermis, der Porus an dem Rande der vorderen Vorhöhle des Kragens. WILLEY findet in seinem Exemplar: „an ill-defined pore which may open into the base of the medullary tube somewhat behind the anterior neuropore“ (1902, p. 251). Bei seiner Auffassung der Epidermistasche als „Neuroporus“, einer Anschauung, die ich keineswegs mit ihm teile, gelangt er durch diese enge Beziehung des Porus zur vorderen Vorhöhle zu außerordentlichen Schlußfolgerungen. Die Eichelpforte selbst liegt in meinem Exemplar nicht symmetrisch in der Mittelebene, sondern wird durch eine Falte der ventralen Wand in eine kleinere rechte und eine größere linke Partie geschieden. Diese Sonderung

der Pforte in 2 ungleiche Teile ist besonders gut in ihrem hinteren Teile ausgesprochen und auch in der Tasche vorhanden, die, in Übereinstimmung mit WILLEY, sich von der Blase aus nach hinten unter das Kragenmark erstreckt. Auch die Tasche schließt links ein größeres Volumen ein und dringt auf derselben Seite weiter nach hinten. WILLEY stellte ebenfalls eine Teilung der Eichelpforte, die durch eine Falte der Wand verursacht wird, fest, die aber bei einem jungen Exemplar der gleichen Art nicht bestand. Hier fand er vielmehr eine ungeteilte mediane Pforte, die sich durch einen medianen Porus vor der Vorhöhle öffnet. Nach WILLEY sind diese Verhältnisse bei *B. carnosus* der Ausgangspunkt einer Weiterdifferenzierung der Pforte, die bei *B. biminensis* eine Steigerung in derselben Richtung erfahren hat. Dadurch nämlich, daß bei dieser Art eine sehr hohe Falte der ventralen Pfortenwand fast bis zum dorsal gelegenen Porus reicht und die Blase auf diese Weise in eine kleinere rechte und größere linke Abteilung zerfällt: „Thus the effect is produced of two pores opening by a common median orifice“ (ibid., p. 291). Bei *B. jamaicensis* hätte dann diese Trennung ihren Höhepunkt erreicht, indem dort zwei Pforten dicht nebeneinander liegen, jede mit eigenem Porus, von denen jedoch nur die linke mit der linken Cölomtasche kommuniziert. Ob WILLEY indessen hiermit die Tatsachen in natürlicher Weise kombiniert, scheint mir durchaus nicht sicher zu sein, haben uns doch Arbeiten, die auf viele Exemplare Rücksicht genommen haben, die Untersuchungen SPENGLER's über *Gl. minutus* und HILL's über *B. australiensis*, mit einer so erstaunlichen Variationsmöglichkeit der Pforte bekannt gemacht, daß der von WILLEY unternommene Deutungsversuch doch recht willkürlich erscheint.

Wenden wir uns der Ventralseite zu. Im vorderen Teil des Zentralkomplexes stößt der Eicheldarm fast an die Ventralwand an, weiter nach hinten entfernt er sich von der Epidermis, und ein mit Blut erfülltes Septum verbindet beide. Die beiden Ventraltaschen des Eicheldarmes reduzieren die ventralen Cölomcöca zu einem platten, aber die ganze Breite des Divertikels einnehmenden Raum, der vorn durch das ventrale Septum vollständig halbiert ist. Der hintere Rand des Septums zieht von der dorsalen Seite schief nach hinten zur ventralen und läßt so beide Hälften verschmelzen. Die nun einheitliche Tasche wird zu einer ovalen Röhre, die außerordentlich weit nach hinten dringt. Unter dem Körper des Skelets ist sie noch zu beobachten, schließlich wird sie von den beiden Seitenplatten des „Skeletkiels“ umfaßt und durch ihn vollständig von der Epidermis



abgedrängt. Sie endet an einer von ihr produzierten Scheidewand im hohlen Kiel, die sie senkrecht abschließt. An der Bildung dieser Skeletwand ist, worauf ich später noch zurückkommen werde, ein kleines Darmdivertikel beteiligt, das von hinten aus in den Kiel eindringt. Ganz in Übereinstimmung mit WILLEY reicht die Muskulatur, sowohl Längs- wie Ringmuskeln, in der ventralen Wand der ventralen Tasche am meisten nach hinten.

### Der Eicheldarm.

Eicheldarm und Glomerulus reichen etwa gleichweit nach vorn, während die Herzblase um eine kleine Strecke früher endet, so daß das Divertikel sich mit seiner Spitze dorsalwärts über ihr vorderes Ende schmiegt, eine Erscheinung, die man bei einer großen Anzahl von Enteropneusten, vor allem bei den *Balanoglossus*-Arten, vorfindet. Der Eicheldarm ist von WILLEY so beschrieben worden, daß ich kaum darauf einzugehen nötig habe. Nur waren in meinem Exemplar die dorsolateralen Taschen, die das Gegenstück zu den ventrolateralen Taschen darstellen, nicht in dem Maße differenziert, wie es WILLEY abbildet. (WILLEY selbst spricht nur von „dorso-lateral subdivisions“ des Eicheldarmes, während augenscheinlich diese eine der gesonderten Ventraltasche des Divertikels entsprechende dorsale Bildung darstellen.) Auch hier schnüren die zwei starken Skelethörner seitlich den Eicheldarm ein, wie es auch für *B. biminiensis* und *B. jamaicensis* zutrifft, und machen die Trennung der dorsalen von den ventralen Taschen des Eicheldarm noch deutlicher. Dorsal von den vorderen Skelethörnern nimmt der Eicheldarm meines Exemplars eine derartige Breite an, daß die dorsalen Seitentaschen tatsächlich als solche existieren. Nur dadurch weichen sie von WILLEY's Exemplar ab, daß ihr Lumen sich noch nicht abgeschlossen hat und sie in offener Verbindung untereinander stehen; außerdem erreichen sie in abweichender Weise nicht ganz die transversale Ausdehnung der ventralen Taschen. Auch scheint die tailenartige Einschnürung mehr ausgeprägt zu sein.

Auf diese sehr charakteristischen Ausstülpungen der Taschen und die daher rührende quadratische Querschnittsform des Eicheldarmes mag bei Lösung verwandtschaftlicher Fragen einiges Gewicht zu legen sein. Daß nicht etwa hauptsächlich den Einwirkungen der vorderen Skelethörner die Sonderung in eine dorsale und ventrale Hälfte zuzuschreiben ist, erhellt schon daraus, daß die unten beschriebene Art von *Numea* dieselbe Differenzierung des Eicheldarmes aufweist,

ohne überhaupt vordere Skelethörner zu besitzen. Die quadratische Form hat also eine tiefere Bedeutung, als wenn sie nur eine spezielle Gestaltung durch Einwirkung der Skelethörner darstellte. Auf der Schnitthöhe der Mitte des Blutraumes ist das rechteckige Divertikel an seiner dorsalen Wand rinnenartig vertieft, was dem Blutraum eine größere Kapazität gibt. Im Eichelstiel, im Herd der Skelettbildung, ist der Eicheldarm zu einer dünnen Röhre reduziert, deren Querschnitt wie gewöhnlich bohnenförmig ist, da der Skeletkörper ventral in das Divertikel eindringt. Ganz in Übereinstimmung mit WILLEY trägt die Dorsalwand und zwar nur die Dorsalwand eine starke Bewimperung, während in der Ventralwand Körnerablagerungen stattgefunden haben. Der Basis der Eichel noch mehr genähert, ist der Eicheldarm nach WILLEY durch die verstärkte Skeletmasse in drei Zweige aufgeteilt, während ich die Verhältnisse etwas unregelmäßiger fand, als sie WILLEY's fig. 18, tab. 29 wiedergibt, obwohl sie sich aus jenen leicht ableiten lassen. Ein durchgehendes Lumen ist auch hier nicht vorhanden.

#### Die Herzblase (Taf. 25 Fig. 1 u. 2).

Sie erstreckt sich, wie oben beschrieben, nicht ganz so weit nach vorn wie der Eicheldarm und ist an ihrem vorderen Ende im Querschnitt kleiner als der Eicheldarm. Einige Schnitte weiter nach hinten hat sich die dorsale Spitze ihres Querschnitts schon an die Epidermis angelagert. Von dieser dorsalen Kante schweifen die Seitenwände dachartig ventralwärts, so daß die Herzblase an ihrer Ventralseite ihren größten transversalen Durchmesser aufweist, der den des relativ schmalen Eicheldarmes um das Doppelte übertrifft. Die der Eichelbasis genäherten Schnitte zeigen eine rasche Abnahme der dorsoventralen Höhe der Herzblase, ihre Ränder umgreifen den dorsalen Teil des Divertikels (was sie weiter vorn nie tun), wodurch sich eine bedeutende Verlängerung der den Glomerulus versorgenden Kanäle ergibt. Dabei verschiebt sich die dorsale Ansatzkante der Herzblase nach rechts, um dem links in die Eichelpforte ausmündenden Cölom das Feld zu räumen. Ihr hinteres Ende erreicht sie auf der Höhe des Eichelporus, immer noch dem Eicheldarm dicht angelagert. An ihrem vorderen und hinteren Ende ist sie mit Bindegewebe erfüllt, dessen Ähnlichkeit mit dem der Splanchnothek schon WILLEY aufgefallen ist. Gleich weit von beiden Enden entfernt buchtet sich ihre Ventralwand derartig ein, daß sie fast die

dorsale Kante berührt, und schafft so einen Blutraum von außerordentlicher Aufnahmefähigkeit. Doch unterscheidet sich diese Einstülpung von ähnlichen Fällen, wie etwa bei *B. australiensis* und Harrimaniiden, dadurch, daß es nicht zu einer seitlichen Verengung der Verbindung zwischen der in der Herzblase gelegenen Höhle und dem zentralen Blutraum kommt. Hier ist vielmehr der ganze Blutraum zwischen Herzblase und Eicheldarm durchaus einheitlich. In der Zone dieser Einbuchtung hat sich im Innern der Herzblase die Bindegewebzbekleidung auf eine dünne Deckschicht der ventralen Wand reduziert, so daß die Blase fast vollständig hohl ist. Bezüglich der Muskulatur der Herzblase weicht *B. carnosus* von den üblichen Verhältnissen nicht ab. Die Ventralwand liefert eine sehr dichte Lage Transversalmuskelfasern. Feine Muskelfasern ziehen auch durch das mit lockerem Bindegewebe erfüllte hinter Ende der Herzblase ebenfalls in querer Richtung, Befunde, wie sie SPENGLER bei *Gl. minutus* usw., HILL bei *B. australiensis* gemacht hatte. Die Quermuskulatur der lateralen Wände, die SPENGLER bei *B. aurantiacus* nachweisen und deren Vorhandensein er auch für *B. gigas* wahrscheinlich machen konnte, habe ich nicht mit Sicherheit feststellen können. *B. carnosus* gleicht also hierin der Mehrzahl der Enteropneusten, da außer für oben genannte Arten nur für *H. kupfferi* der Nachweis einer solchen Muskulatur gebracht ist. Die Muskulatur des splanchnischen Blattes fand sich als dünner, äußerer Belag der Dorsalwand der Herzblase. In der Verdickung des Bindegewebes der ventralen Wand vor der Ausbuchtung des zentralen Blutraumes sind eine Menge von Ausscheidungsprodukten in Körnerform abgelagert. Sie haben dasselbe Aussehen wie die Excretkörner, die man auch in anderen Organen oft findet.

Der zentrale Blutraum besitzt eine Endothellage, die die Herzblasenwand in relativ dicker Schicht bedeckt. Ihr, sei es aus natürlichen Gründen oder durch die Fixierung künstlich hervorgerufener, Anschein einer faserähnlichen Struktur läßt bei den die eingebuchtete Höhle tangierenden Schnitten leicht die Täuschung aufkommen, daß man es mit einer endothelialen Längsmuskulatur zu tun habe, die dicht unter der Transversalmuskulatur der ventralen Herzblasenwand liege.

#### Der Glomerulus (Taf. 25 Fig. 1, 2, 3).

Fast genau so weit wie das Divertikel erstreckt sich der Glomerulus in die Eichel hinein. An seiner äußersten Spitze flankiert er



den Eicheldarm an der dorsalen Hälfte der Seiten und umgreift ihn wenige Schmitte nach hinten auch dorsal. Die Splanchnothek, die ihn bildet, ist, wie oben beschrieben, an seiner Oberfläche zu einer dicken Bindegewebsschicht gewuchert, die auch den Eicheldarm umrandet und dort an Stärke variiert. Dorsal steht dieses Bindegewebe sicher in festem Zusammenhang mit dem intermuskulären Bindegewebe des parietalen Blattes, ventral ist der Zusammenhang durch die Zerklüftung der Muskulatur gelöst, jedoch ist er wahrscheinlich vorhanden. Wird die Herzblase im Schnitte sichtbar, so wird der Glomerulus von seinem Platz in der Mitte verdrängt und umgibt sie mit seinen radiären Gefäßen, den Flügeln eines Wappenadlers ähnlich. Die Enden dieser Flügel umschließen die Herzblase und berühren sich beinahe auf der Dorsalen. Die radiären Gefäße sind stark und besonders ventral wenig verästelt. Sie verlaufen direkt von Gefäßen aus, die aus dem zentralen Blutraum kommen, und haben in ihrer ganzen Länge etwa denselben Durchmesser, nur an ihrem Ende erweitern sie sich bläschenartig, d. h. ergießen sich in weitere Randgefäße. Im dorsalen Teil verzweigen sich die Radiärgefäße und bilden ein kompliziertes Netz. In der hinteren Region weicht der Glomerulus von der dorsalen Seite der Herzblase zurück; und auch ventral kommt es zu starker Verästelung der Radiärgefäße. Nach hinten geht der Glomerulus in die „abführenden Gefäße“ über, die an beiden Seiten des Eicheldarmes direkt dorsal von den vorderen Skelethörnern hinziehen. Sie rücken dann ventralwärts und verlaufen dorsolateral vom Skelet in der Muskulatur des Eichelstieles. Dann biegen sie, dem allgemeinen Charakterzug der Ptychoderiden entsprechend, in der Höhe der dort endigenden Perihämalräume ventralwärts um. Auch im Glomerulus finden sich die charakteristischen lichtbrechenden, aus kleinen Teilen zusammengebackenen Excretkörner, an deren Lagerstellen die Radiärgefäße vacuolenartig erweitert sind. Bezeichnenderweise lagern sie sich nur dort ab, wo die Splanchnothek eine dicke Schicht bildet, also nur an der vorderen Spitze. In der Mitte und am hinteren Ende sind sie, da die schleierartige Splanchnothek einem Austausch mit dem Wasser nicht im Wege steht, nicht zu beobachten.

#### Das Skelet (Taf. 25 Fig. 3, 4, 5; Taf. 26 Fig. 7).

Das Skelet entspricht im ganzen der Beschreibung WILLEY's. Die starken, vorderen Skelethörner, die den Eicheldarm flankieren,

senken sich in ihrem Verlaufe nach hinten unter bedeutender Dickenzunahme und gehen stetig über zu der unter den ventralen Divertikeltaschen liegenden und von ihnen produzierten „Endscheibe“ (SPENGEL). Diese Endscheibe ist der Ausdehnung der Ventraltasche entsprechend breit und kräftig und bildet als das vorderste Skeletstück einen kompakten Block, der sich plattenartig auf den länglichen „Körper“ aufsetzt und die ventrale Cölomtasche beträchtlich verengt. Caudalwärts fügt sich an die Endscheibe der Körper an als ein schmales, dorsoventral jedoch hohes Skeletstück, das dorsal und ventral sehr verdickt ist, also einen fast hantelförmigen Querschnitt besitzt. Seine dorsale Verdickung dringt in den Eicheldarm ein, der den erwähnten bohnenförmigen Querschnitt annimmt. Jedoch ist seine Konstitution nichts weniger als fest gefügt, schon nach einigen Schnitten verzweigt er sich. Gleichzeitig mit dem Auftreten des „Körpers“ bemerkt man ventrolateral von ihm zwei mächtige Platten, die in ventraler Richtung sich aufeinander zuneigen, vorerst jedoch weder unter sich noch mit dem Körper in Verbindung stehen. Diese Platten sind nichts anderes als der vorderste Teil des ventralen „Kiels“ oder „Zahns“. Sie sind keilförmig und nach unten scharf zulaufend. Wenig weiter hinten verschmelzen sie ventral miteinander und bilden einen sehr massiven Panzer von dichter Struktur mit abgerundeter Ventralseite. In diesem Gebilde ist das ventrale Cölomcöcum eingeschlossen, das an der Bildung des Kieles und des dorsal angrenzenden Körpers großen Anteil nimmt. Kiel und Körper verschmelzen in geringer Ausdehnung, und hierauf löst sich der dorsale Teil des Körpers in drei Zweige auf. Die mediale Partie der Vorsprünge bleibt mit dem Kiel noch in Konnex, die lateralen Zweige reichen frei nach hinten und dorsalwärts und dringen seitlich eben so weit dorsal vor wie der mittlere Hauptteil. Von diesen beiden Seitenflügeln des Körpers gehen nach der Dorsalen unregelmäßige Fortsätze aus, die in den Eicheldarm eindringen und ihm regellos in Abschnitte zerlegen, die das WILLEY'sche Schema des in drei Äste geteilten Eicheldarmes nur verwischt darstellen. Hierauf verdickt sich der Mittelteil des Körpers etwas, wobei er die Form des „Doppelkörpers“ annimmt, und läuft plötzlich in die nach beiden Seiten in senkrechter Ebene liegenden Schenkel des Skelets aus, die als kräftige Äste zwischen dem sie erzeugenden und daher sehr breiten Eicheldarm und dem Darm selbst verankert sind. Den ventralen Kiel verließen wir in unserer Betrachtung an der Stelle, wo er mit dem schwächlichen Körper verbunden war

und das ventrale Cölomcöcum umgab. Letzteres endet plötzlich in der Höhe, in der der Körper sich aufteilt, und bildet ein quer verlaufendes Skeletseptum an seinem hinteren Ende. Am gleichen Ort beginnen die beiden Platten des Kieles dünn und zerbrechlich zu werden. Sie verschmelzen nicht mehr auf der Ventralseite und werden zu einem Teil des Doppelkörpers. Doch schließen die beiden schmalen Platten noch eine aus einfachem Epithel bestehende Röhre ein, die bis zum oben genannten Querseptum des Cölomcöcums vordringt. Diese skeletbildende Röhre zwischen den hinteren Seitenplatten des Kieles ist ein Divertikel, das vom Darm ausgeht. Es mündet an dem Gipfel einer durch das Skelet verursachten und vom Darmepithel bekleideten Erhebung in den Darm ein und ist an seinem Ende von dem Epithel desselben histologisch kaum zu unterscheiden. Diese dünne Röhre, die nur einen Fall der bei den Enteropneusten so leicht eintretenden Divertikelbildung repräsentiert, kann an Größe mit dem Eicheldarm nicht verglichen werden, hat aber die Funktion der Skeletbildung mit ihm gemein. — Ein Vergleich mit Enteropneusten mit freier Eichel und minder großem Kragen ergibt, daß der „Körper“ des Skelets bei *B. carnosus* bedeutend schwächer ist, daß es außerdem nicht zur Entstehung eines scharfen Zahnes, der ventralwärts vorspringt, kommt, ein Zustand, der auf die neuerworbene Fortbewegungsart deutet, sich hauptsächlich des Kragens als Locomotionsorgan zu bedienen. Sie muß sich naturgemäß vor allem an der Koppelung zwischen Eichel und Kragen, dem Skelet, bemerkbar machen.

### Der Kragen.

WILLEY findet das vordere Ende des Kragenmarkes im Besitze eines einfachen, queren Lumens, das von dem vorderen „Neuroporus“ ausgeht, und er fährt fort: „This soon ceases and the central canal is thereafter represented by a large number of separate, minute medullary cavities, until the neighbourhood of the posterior neuroporus is approached, when a large median lumen again occurs“ (ibid., p. 252). Daß es sich bezüglich des vorderen und hinteren Endes des Kragenmarkes um nichts anderes handelt als um gut ausgebildete „Epidermistaschen“ (neuerdings „Vorhöhlen“ genannt [SPENGLER]), braucht nach den Ausführungen SPENGLER's kaum betont zu werden. Die vordere Vorhöhle, deren vorderer Rand durch die Einmündung des Eichelporus gekennzeichnet ist, hat spaltförmiges



Lumen und stülpt sich genau über das vordere Ende des Kragenmarkes. Sie ist besonders an der ventralen Wand reich von Drüsenzellen durchsetzt. Ebenso liegt die hintere Vorhöhle in der Achse des Kragenmarks und besitzt „a large median lumen“, dessen dorsale Wand hauptsächlich aus Drüsenzellen besteht. Kurz vor ihrem hinteren Rand mündet in sie der erste Kiemenporus.

Was das Kragenmark angeht, so sind einige Abweichungen von WILLEY's Angaben bemerkenswert. So finden sich in meinem Exemplar nicht zwei Kragenmarkswurzeln, von denen „the second is short, mostly solid and without intraepidermal canal“, sondern drei im Durchmesser voneinander abweichende, die bis in die Epidermis mit ihrem intraepidermalen Kanal eindringen. Die erste, weitaus mächtigste der Wurzeln verläuft sehr schräg, so daß sie über der vorderen Vorhöhle als intraepidermaler Kanal hinzieht, die zweite beginnt in demselben Querschnitt als intraepidermaler Kanal, in dem die erste in das Kragenmark einmündet, und senkt sich rasch zu ihm herab. Die dritte dagegen steht senkrecht zum Mark, sie ist die schwächste von den dreien.

Die erste Wurzel enthält durchgängig ein zentrales Lumen, das an manchen Stellen unterteilt ist, z. B. von drei kleineren Lumina vertreten wird. Die Höhlung ist jedoch teilweise so reduziert, daß sie nur aus der Stellung der radiär ausstrahlenden Zellen erkannt wird. Beim Eintritt in die Epidermis ist das Lumen wieder gut sichtbar und läuft als intraepidermaler Kanal noch ca. 150  $\mu$  weiter nach vorn, um allmählich sich zu verlieren (Taf. 26, Fig. 7). Direkt über dem Kanal zieht sich eine tiefe, im vordersten Teil ihn fast berührende Einsenkung der Epidermis hin. Die periphere Nervenfaserschicht nimmt etwa ein Drittel des Halbmessers ein. Doch finde ich nicht die von WILLEY erwähnte Andeutung einer kleinen Höhle unter dem Ursprung der Wurzel, „which however is quite filled up by a drop of deeply staining mucus“.

Die zweite Wurzel ist zylindrisch wie die erste, nur dünner, und umfaßt ein deutliches Lumen. Sie schiebt eine zum dorsalen Mesenterium werdende Falte der Basalmembran vor sich her, die besonders an der Oberfläche der Wurzel mit Blut erfüllt ist. Dieses dorsale Mesenterium dehnt sich aber nicht weiter aus, als die Wurzel selbst verläuft, trennt also nur für ein kurzes Stück das linke und rechte Cölom des Kragens. Ihre periphere Nervenschicht ist dünner als die der ersten, der intraepidermale Kanal nur 80  $\mu$  lang. Die dritte Wurzel ist fast massiv, sehr dünn und

besitzt entsprechende Nervenfaserschicht. Sie hat einen kurzen Intraepidermalkanal von  $40\ \mu$  Länge. Hinter ihr beginnt das dorsale Mesenterium seinen stetigen Verlauf zu nehmen.

Die Kragenpforten sind nach WILLEY charakteristisch gefaltet. Tatsächlich weichen sie hierin von demselben Organ bei anderen *Balanoglossus*-Arten ab. Bei *B. carnosus* sind es ziemlich große Organe, die an ihrem vorderen Ende mit dorsolateraler Biegung sich in die Kragenhöhle öffnen. Da auf den vordersten Schnitten nur die eine Wand der umgebogenen Röhre getroffen ist, erscheint die Pforte als Rinne, deren konkave Fläche der dorsalen Seite zugekehrt und deren Wand in der Mitte erhöht ist. Hinter der Ausmündung ist die Röhre seitlich abgeplattet, so daß ihre dorsoventral verlaufenden Seitenwände sehr ausgedehnt sind und der dorsoventrale Durchmesser der Pforte den transversalen bedeutend übertrifft. Auch auf WILLEY's Abbildung ist diese dorsoventrale Streckung sehr ausgesprochen und von dem gewöhnlichen Verhalten der Pforten abweichend. Die schmale ventrale Wand der Pforte ist in ihrer Mitte erhöht. Die Pforten kommunizieren mit der ersten Kiementasche und münden mit ihr am Rande der hinteren Vorhöhle aus.

### Die Kiemenregion.

Da ich eine ausführliche Schilderung des branchiogenitalen Übergangs gebe, will ich mich hier darauf beschränken, die Befunde WILLEY's zu bestätigen. Die Kiementaschen fand ich ebenfalls mit ventralen Blindsäcken ausgestattet, die im hinteren Ende der Region verschwinden. Charakteristisch für den Dorsalnerven der Kiemenregion scheint mir seine Überlagerung durch Epidermiszellen. Die Epidermis neben dem Nervenstamm ist weit höher und reicher an angequollenen Drüsenzellen als dessen niedrige Stützzellen. Sie legt sich daher, zwei laterale Falten bildend, über den Nerven. Die in der Mitte zusammentreffenden Epidermiszellen verkleben dann über dem Nerven und bilden eine Schicht von beträchtlicher Höhe.

### Die Gonaden.

In den Genitalflügeln treten die Gonaden rechts in einer Distanz von ca.  $180\ \mu$ , links erst in etwa  $215\ \mu$  Entfernung hinter dem Kragen auf als kurze Schläuche und Kügelchen, die in einer Ausstülpung der Membran des somatischen Blattes, also zwischen diesem und der Epidermismembran, liegen. Immer ist der Rand der Pleuren

frei von ihnen. WILLEY beschreibt die Gonadenverhältnisse: „In a mature female, such as the one represented in fig. 6, tab. 26 accessory genital ducts occur laterally from the main series“ (WILLEY, 1902, p. 254). Ein Wort noch über die Begriffe „akzessorisch“ und „sekundär“ bei ihrer Anwendung auf die Gonaden. SPENGLER hat sie in seiner Monographie aufgestellt und präzisiert. Er schreibt: „Unter sekundären Genitalporen verstehe ich die Mündungen besonderer, sekundärer Gonaden, die entweder medial- oder lateralwärts von der Hauptreihe der Gonaden vorkommen, unter accessorischen aber Nebenöffnungen, welche die Gonaden der Hauptreihe noch ausser ihrem primären Porus besitzen. Auch sie finden sich sowohl medial- als auch lateralwärts von den Hauptmündungen“ (p. 652). Es handelt sich also bei *B. carnosus* um die Konstatierung, ob die Gonaden der Hauptreihe tatsächlich außer dem primären Porus noch selbst akzessorische Pori haben oder ob sich wirklich selbständige Gonaden mit eigener Ausführung neben ihnen vorfinden. Es hat nun unstreitig einige Schwierigkeit, die Gonaden von *B. carnosus* mit Bestimmtheit zu definieren. Ein tiefgreifender Unterschied liegt allein in der Entstehung; und hier allein ist das Kriterium sicher gegeben. WILLEY, der dies empfunden hat, schreibt: „It seems quite certain, that the subdivision of the gonads, which accompanies the appearance of accessory ducts, in *Pt. carnosa*, is simply due to growth and constriction from the original gonad; not to the formation of independent accessory gonads“ (WILLEY, 1902, p. 254). Unter den letzteren wären also wirkliche sekundäre Gonaden zu verstehen. Er stützt sich dabei auf die Untersuchung eines jungen Tieres derselben Art, das drei Gonadenschläuche aufweist, die von einem Punkt der Submedianlinie ausstrahlen, denen er also einen gemeinsamen Ursprung aus einer jungen Gonadenanlage zuschreiben muß. Es kann dieser Befund jedoch nicht als Gegenbeweis gegen die Auffassung gelten, daß das alte Exemplar echte, sekundäre Gonaden besitzt, denn es scheint durchaus nicht nötig zu sein, daß sekundäre und primäre Gonaden gleichzeitig auftreten müssen. Dem Verhalten fertiger Gonaden gemäß läßt sich gegen die Ansicht, daß es echte sekundäre Gonaden sind, nichts einwenden. Zu den Genitalpori, die lateral von den primären Geschlechtsöffnungen der Submedianlinie liegen, konvergieren unsere Gonadenschläuche in derselben Weise wie bei der primären Reihe. SPENGLER hat bei *H. kuppferi* dieselbe Frage behandelt und die selbständige Entstehung der sekundären Gonaden, die nicht auf dem Wege der Sprossung erfolgt, bei dieser Art zu



erweisen gesucht. Sollte das Verhalten allgemein sein, das SPENGL bei der Untersuchung von *Pt. laysanica* vorgefunden hat, in der die gemeinsame Anlage der dort vorkommenden primären Gonaden als ein sich verzweigender Zellenstrang festgestellt wurde, so würde die Entscheidung von nicht so großer Bedeutung sein.

Eigenartig und von *B. aurantiacus* abweichend ist die Beschränkung der lateralen Genitalporen auf einen sich lateralwärts von dem Lateralseptum ausdehnenden Streifen, der frei von Längsmuskulatur ist. Medialwärts von der Submedianlinie konnte ich, wie WILLEY, nie außer dem Porus der Gonaden der Dorsalkammer, die ebenfalls stark verästelt sind, noch andere Ausmündungen antreffen. Auf Querschnitten durch die Genitalregion eines alten Männchens stellten die Gonaden hohle, an ihrer ganzen Innenfläche mit Dottertrümmern ausgelegte Kapseln dar, deren Mitte mit ungeheuer vielen Spermatozoen erfüllt ist. Die die Gonaden umspinnenden Blutgefäße sind außerordentlich stark, so daß sie als beträchtliche kreisförmige Erhebungen die Gonadenwandung umsäumen. Auf eine genaue Behandlung der Geschlechtszellenbildung werde ich in einer späteren Arbeit eingehen.

### Der branchiogenitale Übergang.

Nachdem SPENGL in seiner Monographie 1893 das Vorhandensein eines Postbranchialdarmes bei *Ptychodera erythraea* festgestellt hatte, allerdings ohne ihn als solchen zu bezeichnen und ihn als allgemeinen Charakterzug der *Ptychoderidae* erkennen zu können, nachdem ihm auch diese eigenartige Bildung bei *Glossobalanus minutus* und *Gl. sarniensis* als Endregion und Fortsetzung des Kiemendarmes aufgefallen war, ist dieses Organ noch öfter der Anziehungspunkt des Interesses geworden. Außer SPENGL haben hauptsächlich WILLEY und HILL an der Klarlegung der Verhältnisse gearbeitet. Zuerst für Genus *Ptychodera* allgemein nachgewiesen, wurde sein Bestehen durch SPENGL und WILLEY auch bei *Glossobalanus* als sämtlichen Arten zukommendes Merkmal festgestellt, und als bisher einziger Fall ist in der Gattung *Balanoglossus* der Postbranchialdarm von *B. carnosus* beschrieben worden, während sein Vorkommen bei *B. clavigerus* nur konstatiert wurde. In ein neues Stadium trat die Untersuchung durch SPENGL's eingehende Beschreibung der komplizierten Blutgefäßverhältnisse im Postbranchialdarm von *Pt. caledoniensis*, *Pt. laysanica* und *Pt. funafutica*, jener eigentümlichen

Querverbindungen, die die in den Lateralsepten verlaufenden Stämme an das dorsale Längsgefäß anschließen (SPENGEL, Neue Beiträge I). Jedoch boten sie hier noch nicht das klare Bild der „seitlichen Gefäßcommissuren“ von *Gl. elongatus*, wo sie sich in schematischer Einfachheit vorfinden. Andere Arten des Genus *Glossobalanus*, nämlich *Gl. hedleyi* und *Gl. sarniensis*, bestätigten die Ergebnisse der Untersuchung der vorhergehenden Art und ergaben normale Befunde, was auch für *Gl. ruficollis* wahrscheinlich ist. Es sei noch bemerkt, daß 1902 H. KUWANO eine Kommunikation der Lateralgefäße mit dem dorsalen Stamm in der Übergangsregion bei *Bal. misakiensis* KUWANO gefunden und abgebildet hat. Er glaubte jedoch irrtümlicherweise ein Merkmal anzugeben, „by which this species is distinguished from all other Enteropneusts“. Nach seiner einfachen Abbildung zu urteilen, tritt hier eine eigentliche selbständige Lateralcommissur gar nicht auf. Die Verbindungsgefäße haben sich noch nicht von der Darmmembran abgeschnürt, sondern verlaufen innerhalb der Membran zu dem das dorsale Mesenter allein vertretenden dorsalen Blutgefäß. Der Begriff „Postbranchialdarm“ war ihm jedoch nicht bekannt.

Da über das Gefäßsystem des Postbranchialdarmes in Genus *Balanoglossus* noch keine Untersuchung angestellt worden ist, so mögen meine Ausführungen die in dieser Gattung auftretenden Modifikationen klarlegen.

### *Balanoglossus clavigerus*.

Ich gehe von den Verhältnissen des Postbranchialdarmes bei *B. clavigerus* aus (Taf. 25 Fig. 6, Taf. 26 Fig. 8, 9, 10, 11). SPENGEL schreibt (Neue Beiträge III), „dass die ‚Endklappe‘, welche nach den Angaben in meiner Monographie den Kiemendarm von *Gl. minutus* und *Gl. sarniensis* abschliesst, nichts anderes ist als eine solche dorsale Rinne eines Postbranchialdarms; ferner dass durch Untersuchungen im Giessener Zoologischen Institut festgestellt worden ist, dass auch *B. clavigerus* ein solcher Darmtheil zukommt“ (p. 341). Das Material, das mir schon fertig in Schnittserien vorlag, war vorzüglich erhalten. Die Variationsmöglichkeit, die sich aus einer Anzahl Serien ergibt, ist erstaunlich. Außer der morphologischen Verschiedenheit hat ein wechselnder Kontraktionszustand der Längsmuskulatur auf die Rekonstruktion der Teile großen Einfluß. Ich gehe daher von der Beschreibung eines jungen, kleinen Exemplars von *B. clavigerus* aus, dessen Verhältnisse wesentlich einfacher und unentwickelter sind als bei den später zu

beschreibenden Formen (Taf. 25 Fig. 6). Da das Stück außerordentlich gestreckt ist, sind die letzten Kiementaschen nicht aufwärts gebogen, und die Querschnitte zeigen nicht das Bild vieler übereinanderliegender, von einem Schnitt getroffener Kiemen. Diese sind der starken Verkleinerung des Pharynx wegen nur im medialen Kiel enthalten, dessen Darmhohlraum nur einen Bruchteil desjenigen des Ösophagus ausmacht. Außerdem ist er diesem gegenüber noch ganz bestimmt abgeschlossen, was bei einer dorsalen Rinne nicht der Fall ist. Einige Schnitte weiter hinten wird, nachdem die Kiemen verschwunden sind, das Epithel, das weiter vorn den Kiemendarm vom Ösophagus scheidet, hoch, drüsenreich und erhält das Gepräge der für den Postbranchialdarm charakteristischen Zellenbekleidung. Es bildet sich also das aus, was man dorsale Rinne nennt. Da die Genitalflügel des Tieres fast horizontal vom Körper abstehen, ragt dessen dorsale Mitte als Kiel auffällig hervor, derart, daß eine Verbindungsebene der wagrechten dorsalen Pleurenflächen den Pharynx vom Ösophagus zu trennen vermag. Kurz vor dem postbranchialen Darm sind noch Anlagen von Kiemenfurchen vorhanden, die allerdings, da die Kiemenporen viel höher und medialwärts ausmünden, zu diesen in keiner Beziehung stehen. In der Mitte der Kiemenregion hat sie jedoch noch bestanden. Dort öffnen sich die Kiemenporen, wie es bei *B. clavigerus* Regel ist, in den Grund der Furchen. Vor den später zu beschreibenden Formen zeichnet das erste Exemplar sich noch dadurch aus, daß auch die Kiemenbildung einer Beobachtung zugänglich ist und eine Anzahl Entwicklungsstadien der Kiemen die Ergebnisse SPENGLER'S über die Kiemenentstehung bestätigen.

In der Endpartie der Branchialregion nimmt der Kiel die Gestalt eines spitzwinkligen Daches an. Nach Verschwinden der Kiemen, was in diesem hintersten Bezirk nichts anderes bedeutet, als daß die Sack- und Schlauchbildung des Pharynxepithels in seitlicher Richtung unterbleibt, reduziert sich der Kiemendarm derart, daß er nur den medialen Kiel einnimmt und nicht unter den Boden der flankierenden „Kiemenfurchen“ herabsinkt. Durch sein höheres Epithel streng vom Ösophagus geschieden, geht er in den Postbranchialdarm über. Da der als Ganzes erhöhte mediale Kiel dem an sich abgeschlossenen Körper wie eine dachförmige Leiste aufsitzt, so stellt demgemäß auch die dorsale Rinne eine auf dem abgerundeten Ösophagus aufsitzende dorsale Falte dar, die vom Ösophagus durch ihr hohes Epithel abweicht. Einen Blindsack stülpt diese dorsale Rinne nicht aus, dies ist eine Eigentümlichkeit der älteren Individuen. Der



Ösophagus läßt gegen Ende der Kiemenregion typische dorsolaterale Darmfalten dorsalwärts aufsteigen, die aber für die Gestaltung des medialen Kieles keine Bedeutung haben. Es hat dies seinen Grund darin, daß an dem sehr jungen Exemplar das Entoderm fest auf der Längsmuskelschicht aufliegt, wodurch die Faltenbildung sehr erschwert ist.

Das Mesenterium zeigt seine immer wiederkehrenden Eigenschaften. Kurz vor Ende der Kiemenregion beginnt es etwas länger zu werden, erreicht gerade über den letzten Kiemenspalten seine größte Ausdehnung, verringert allmählich wieder seine Länge in den folgenden Schnitten bis auf die Ausdehnung des dorsalen Blutgefäßes. Alle diese Schwankungen sind jedoch gering.

Das Lateralseptum schließt in der eigentlichen Kiemenregion eine Dorsalkammer ab, die nur einen dicken Längsmuskelstrang enthält, und endet medialwärts mitten zwischen Kiemen und Genitalporus. Weiter hinten dehnt die Dorsalkammer ihre Membran bis zur Kiemenfurche aus. Diese Verhältnisse bleiben bestehen bis zum letzten Kiemenporus. Direkt hinter demselben hat sich eine Membran gebildet, die die der Furche mit der Membran des nun auftretenden Postbranchialdarmes verbindet. Denn die letzte Kiementasche, die bis an die Epidermis reicht, läßt bei ihrem Zurückweichen von ihr, auf Schnitten, die ihren hinteren Teil treffen, eine Membranfalte zwischen ihr und der Epidermis zurück, die nichts anderes ist als der Abschluß der medianwärts vordringenden Dorsalkammer: das Lateralseptum. Der ganze Vorgang vollzieht sich ganz in der gleichen Weise, wie ihn SPENGLER in seiner Monographie wiedergibt. Auch hinter dem eben beschriebenen Ort strömt das Blut nur in dem Teil des Septums, der lateral von den bei diesem Exemplar sich noch weiter fortsetzenden Kiemenfurchen gelegen ist. Circa 25 Schnitte hinter dem letzten Kiemenporus ebnen sich die Furchen aus, und das Septum verläuft stracks von der lateralen Darmfalte, die sich einige Schnitte hinter dem Beginn des Postbranchialdarmes bis zur Berührung mit dem Septum erhoben hat, zum Postbranchialdarm. Das Lateralgefäß steigt nunmehr schräg nach hinten längs der Wandung des postbranchialen Darmes in die Höhe, und ihm folgen die sich erhebenden Darmfalten. Die Septen verlaufen etwas unsymmetrisch. Das eine zieht geradewegs als Tangente an die obere Rundung der dorsalen Rinne und entsendet eine sehr kurze Strecke vor der Vereinigung mit der Membran derselben, etwa 55 Schnitte zu  $10\cdot\mu$  hinter dem Ende der Kiemen, eine laterale

Commissur, die in das ventrale Ende des kurzen Mesenters mündet. Dabei liegt es mit einer Wand der Membran der dorsalen Rinne dicht auf, so daß bei ungenauer Betrachtung das Septum selbst das Blut in das Mesenterium zu ergießen scheint. Das andere Lateralseptum setzt sich etwas tiefer am Darm an und gabelt ganz deutlich die laterale Commissur ab, die etwa 5 Schnitte hinter der Mündung der anderen mit weiter, fast die ganze Länge des Mesenters einnehmender Öffnung mit diesem kommuniziert. Wir haben hier das Stadium einer kaum erst erfolgten Abschnürung der Commissuren aus der Membran, die der dorsalen Rinne anliegt. Die Commissur ist daher kaum größer als die Strecke zwischen dem Anheftpunkt des Septums und dem des Mesenters an den Postbranchialdarm. Einen Zustand, der dem eben beschriebenen vorausgeht, hat KUWANO für *B. misakiensis* abgebildet. Dort ist die Commissur nichts anderes als eine längliche Ausbuchtung der postbranchialen Basalmembran, die das Blut von dem endigenden Lateralseptum zum Mesenter befördert. Zirka 48 Schnitte hinter den Commissuren endigt die dorsale Rinne, die noch eine Strecke von dem medialen Teil des Lateralseptums begleitet wird.

Diese einfachen Verhältnisse können auf verschiedene Art modifiziert werden (Taf. 26 Fig. 8, 9, 10). Bei älteren Exemplaren derselben Art ist der mediale Kiel in den dem Postbranchialdarm vorhergehenden Schnitten nicht auffallend gestaltet, das Mesenter ist wie bei *Gl. elongatus* und verlängert sich nur wenig am Ende der Branchialregion, auch die mediodorsalen Muskelplatten verringern nur um geringen Betrag ihre Breite, um den die Kiemenfurchen der Mediane zugerückt sind. Über den letzten Kiemen erstrecken sich bei dem einen Exemplar zwei übereinanderliegende Blindsäcke nach vorn, die beiden Membranen des Mesenters auseinanderdrückend; in dem anderen dagegen ist nur ein regelmäßiges, ovales Divertikel mit spaltförmiger Öffnung vorhanden. Bei beiden Exemplaren zeigen die Schnitte durch den Postbranchialdarm eine eigentümliche Beziehung der Kiementaschen zu demselben. Die ventralen Enden der Kiementaschen flankieren die dorsale Rinne selbst auf Schnitten, die längst keinen Porus mehr aufweisen. SPENGLER traf bei *Gl. elongatus* einen entsprechenden Zustand und reduzierte ihn dort, wo er Hand in Hand mit einer Kontraktion, Nebeneinanderlagerung und Zusammenschiebung der Poren und Taschen ging, auf das normale Verhalten (SPENGLER, 1904, 6, p. 339). Tatsächlich konnte ich mich auf Ganzpräparaten von verschiedenen

gestreckten Stücken überzeugen, daß das Ende des Kiemendarmes sich dorsalwärts krümmt und mit der Spitze der Krümmung in den Postbranchialdarm eindringt. Dies hat zur Folge, daß die am weitesten nach hinten dringenden Kiementaschen nicht die letzten der Kiemenreihe sind, d. h. daß sie zu Kiemenporen gehören, die viel weiter vorn liegen. Auf diese Weise kommt das Bild der Schnitte zustande, das im dorsalen Teil der Endregion den Postbranchialdarm darstellt, in der Mitte der dorsoventralen Höhe dagegen Kiemendarm und im ventralen Teil wieder Postbranchialdarm aufweist. Dieses Aufwärtssteigen des branchialen Teils wird durch die Kontraktion der Längsmuskulatur veranlaßt, die am deutlichsten auf der dorsalen Oberfläche durch ein mehr oder weniger steiles Aufsteigen des medialen Kieles zutage tritt. Aus dieser Aufwärtskrümmung des branchialen Teils, die ich in sehr verschiedenem Grade beobachten konnte, resultiert dann die Erscheinung, „dass 2, selbst 3 Kiemenporen in einem einzigen Querschnitt nebeneinander zu sehen sind“ (ibid., p. 339). Bei dem ersten der älteren Exemplare tritt der untere Blindsack bald aus dem Mesenter aus und verläuft als selbständiger Kanal an der dorsalen Wand der Rinne, um dann 24 Schnitte hinter seinem vorderen Ende mit der dorsalen Rinne zu kommunizieren. In dem anderen Exemplar verläuft der einzige Blindsack 24 Schnitte im Mesenter, worauf sein Epithel mit dem der dorsalen Rinne in Kontakt tritt. Seine ganze Länge beträgt 52 Schnitte.

Wie bei dem Genus *Balanoglossus* allgemein zuzutreffen scheint, sind dorsolaterale Darmfalten in höchster Ausbildung vorhanden. Sie umgreifen fast den ganzen Medialkomplex und nähern sich dem dorsalen Mesenter auf ganz geringe Entfernung. Sie lassen dadurch zwei dorsale, vom Cölom eingenommene Falten, die von der Decke des Darmes in den Ösophagus herabhängen, entstehen. Später vereinigen sich die dorsolateralen Darmfalten dorsal und trennen das hinterste Ende des Postbranchialdarmes vom Mesenter, so daß er als 2 cölonatische Taschen sich in den Darm der Genitalregion erstreckt. Sie verschwinden bei dem einen Stück erst 115 Schnitte hinter ihrer Abtrennung, während sie bei dem anderen Exemplar als mächtige, besonders dorsoventral sehr ausgedehnte Aussackungen, die in paariger Anordnung fast das ganze Darmlumen ausfüllen, 92 Schnitte in die Genitalregion eindringen. Dieses letzte Exemplar zeigt zudem noch die Modifikation, daß das Divertikel erst dann sein Lumen mit dem der dorsalen Rinne vereinigt, wenn der Zusammenhang des



Postbranchialdarmes als Ganzes mit dem dorsalen Mesenter aufgehoben ist. Die lateralen Gefäßcommissuren fand ich bei beiden Individuen als gerade, normale Stämme.

*Balanoglossus carnosus*

(Taf. 26 Fig. 12, Taf. 27 Fig. 13, 14, 15, 16, Taf. 29 Fig. 31).

An *B. clavigerus* läßt sich bezüglich der Postbranchialdarmverhältnisse am besten *B. carnosus* angliedern. Sein Postbranchialdarm ist von WILLEY kurz behandelt worden. Er schreibt: „The pharynx is succeeded by a thickwalled postbranchial canal similar in all essential respects to the corresponding structure in *Pt. flava*“ (tab. 30 fig. 23) (WILLEY, 1902, p. 254), und bei seiner Beschreibung des Postbranchialdarmes von *Pt. flava* erwähnt er: „Behind the last pair of gillslits it possesses a narrow vertical lumen with a slight dorsal dilatation, the lumen opening below, throughout its entire extent into the general cavity of the gut“ (ibid., p. 239). Solch einfache Verhältnisse haben sich in den beiden von mir untersuchten Exemplaren nicht ergeben, ich konnte zudem noch eine bedeutende Verschiedenheit der Individuen untereinander feststellen. Das jüngere kleinere Exemplar schließt sich den eben beschriebenen sehr nahe an. In seiner Genitalregion ist es verwachsen und unsymmetrisch, im hintersten Teil derselben dorsal aufgeschlitzt. Ein Bruch hinter dem Postbranchialdarm machte es unmöglich die Verhältnisse der Lateralcommissuren wiederzugeben. Das dorsale Mesenter bleibt immer niedrig, und die Kiemenfurchen sind kaum angedeutet. Auch die beiden dorsalen Muskelplatten behalten bis zum Ende der Kiemenregion ihre fast wagrechte Lage und bleiben weit ausgebreitet, ohne von medialwärts rückenden Kiemenfurchen verschmälert zu werden. Der Postbranchialdarm tritt als durchaus stetige Fortsetzung des Kiemendarmes auf. Die Endpartie des Kiemendarmes bildet schon eine dorsale Rinne, an deren Decke nur die letzten Kiemen entstehen. Nach WILLEY's Beschreibung entspricht er also gut demselben Organ bei *Pt. flava*: „The postbranchial canal occurs in direct continuity with the branchial division of the gut“ (WILLEY, 1902, p. 239). Auch läßt sich sein Verhalten mit dem des jungen Exemplars von *Pt. flava* vergleichen, das SPENGLER beschreibt (SPENGLER, 1903, p. 307): „[Es] . . . setzt sich der Postbranchialdarm vom Ösophagus nicht scharf ab, sondern ist nur durch sein dickeres Epithel von diesem zu unterscheiden.“ Andererseits sind gewisse Abweichungen vorhanden. So finden sich hier

die dorsolateralen Darmfalten schon weit vor dem Ende des Pharynx. Außerdem erstreckt sich über die letzten, entstehenden Kiemen ein Blindsack in die Kiemenregion, der von seiner Vereinigung mit der dorsalen Rinne 70—80  $\mu$  nach vorn reicht. Hinter dieser Vereinigung setzt er sich noch als selbständige Röhre ca. 120  $\mu$  als epithelialer Bestandteil der dorsalen Rinne fort, worauf er erst mit der Rinne kummuniziert. Die lateralen Gefäßcommissuren fand ich nur noch angeschnitten, doch ist es wahrscheinlich, daß sie normale Zustände aufgewiesen haben.

Was das andere Stück der Branchiogenitalregion eines alten Exemplars betrifft, so ergeben sich bedeutende Abweichungen. Es war in der fraglichen Region kontrahiert, wodurch ein außerordentliches Ansteigen des medialen Kieles bewirkt wurde. In dem hinteren Teil der Genitalregion vertieften sich die Kiemenfurchen außerordentlich, und die dorsalen Muskelplatten wurden kurz vor dem Postbranchialdarm dadurch, daß der Öffnungsspalt der Kiemen der erhöhten Mitte zu rückte, erheblich verschmälert (Taf. 26 Fig. 12). Kurz vor diesem (durch Kontraktion veranlaßten) raschen Anstieg des „medialen Kieles“ (Taf. 29 Fig. 31) wird das Mesenterium, wie es schon WILLEY beschrieben hat, durch Sinken des epibranchialen Streifens verlängert. Die im Gegensatz zu der peripheren Epidermis mit niedrigem, drüsenlosem Epithel ausgekleideten Kiemenfurchen werden hinter der letzten Kiementasche, dort wo der mediale Kiel seine höchste Erhebung erreicht, plötzlich ausgeebnet. Die hinterste Partie des Pharynx wird gegenüber dem mächtigen, mit seinen dorsalen Seitenfalten den ganzen dorsalen Mittelkörper umspannenden Ösophagus zu einem unbedeutenden Teil des medialen Kieles und steht zuletzt fast in seiner ganzen Querausdehnung mit dem Ösophagus in Kommunikation. So kommt es, daß das endliche Aufhören der Kiemen fast gar keine Gestaltveränderung verursachen würde, wenn nicht in dem Querschnitt, wo die Kiemenfurchen aufhören, ein großes Divertikel entspränge, das man mit den Worten beschreiben kann, die SPENGLER bei seiner Nachuntersuchung von *Gl. ruficollis* schrieb: „Nach vorn zu erstreckt der Postbranchialdarm sich als ein Blindsack in den am Hinterende der Kiemenregion befindlichen, von zwei tiefen Gruben eingefassten Vorsprung und liegt dabei über mehreren Kiemen, erstreckt sich also nach WILLEY'S Ausdrucksweise dorsal von den Kiemen in die Kiemenregion hinein“ (SPENGLER, 1904b, p. 345). Die Länge der Strecke von seinem vorderen Ende bis zur Durchbruchsstelle der Membran seiner ven-

tralen Wand, die ihn vom Ösophagus trennt, beträgt 0,7 mm, wobei jedoch eine vielleicht vorhandene Fortsetzung als rein epitheliales Gebilde im Epithel der dorsalen Rinne der schlechten Erhaltung des Epithels wegen unberücksichtigt bleibt. Hinter diesem Divertikel besteht ein einheitlicher Raum von der Art, wie ihn WILLEY als Postbranchialdarm auch abgebildet hat. Das Divertikel selbst hat eine relativ außerordentliche Ausdehnung in dorsalventraler Richtung, zu der ihm das lange, nur bei *Gl. ruficollis* annähernd gleichhohe Mesenter Gelegenheit gibt. Zirka 0,750 mm hinter der Divertikelmündung setzt sich der Postbranchialdarm nach hinten fort, wird von den dorsolateralen Darmfalten umfaßt und ragt schließlich in bekannter Weise in Gestalt zweier taschenartigen Ausstülpungen frei in die Genitalregion hinein.

Gegen Ende der Kiemenregion verläuft das Lateralgefäß nahe der medialen Anheftungsstelle des Lateralseptums an den Kiemenfurchen. Sobald diese sich ausgeebnet haben, springen zwei gewaltige Gefäße, die Lateralcommissuren, über die geschaffene Brücke und münden, ihren ganzen Lauf fast in einem Querschnitt nehmend, in den ventralen Teil des Dorsalgefäßes ein (Taf. 26 Fig. 15).

#### *Glossobalanus sarniensis.*

SPENGLER hat in seinen „Neue Beiträge III“ das Blutgefäßsystem des postbranchialen Darmes von *Gl. sarniensis* erwähnt und auch genauere Angaben über den Postbranchialdarm selbst gemacht, den er schon in seiner Monographie als eine die Kiemenregion abschließende „Darmklappe“ bespricht. Er schreibt darüber: „Es ist wie bei *Gl. hedleyi* und *Gl. ruficollis* am Hinterende der Kiemenregion jederseits eine tiefe Grube vorhanden, in die die letzten Kiementaschen einmünden, zwischen beiden ein hoher, dorsaler Kiel des Körpers, und in dessen Hohlraum springt ein vorderer Blindsack der Postbranchialrinne hinein“ (SPENGLER 1904b, p. 349). Das von mir untersuchte Exemplar weicht in seinem Verhalten vollkommen von dem üblichen Schema ab. Auch bei ihm finde ich einen Medialkomplex mit weiten, wagrecht liegenden dorsalen Muskelplatten, abgeschlossen durch zwei tiefe Furchen, die sehr schmal und spaltenartig sind, und einen erhöhten medialen Kiel. Der Kiemendarm geht kontinuierlich in eine Dorsalrinne über, an deren obersten Teil sich auch das Lateralseptum ansetzt. Von einem Divertikel, das in dieser Schnitthöhe in dem von SPENGLER beschriebenen Exemplar von *Gl. sarniensis* sich vorfindet, ist keine



Spur vorhanden. In den darauffolgenden Schnitten wird der dorsale Teil der Rinne breiter, wirft sein mächtiges Epithel in Falten und füllt fast den ganzen medialen Kiel aus. Das Mesenterium ist ganz niedrig geworden. Etwa 45 Schnitte hinter dem Beginn des Postbranchialdarmes wird es wieder länger, die dorsale Rinne schmaler, und ihre Falten verschwinden. Die Kiemenfurchen, in die in der vorhergehenden Region die Kiemen mündeten, setzen sich fort, werden aber seichter. Auch die wirkliche Höhe des medialen Kieles wird geringer. Da macht sich plötzlich nach 100 Schnitten Postbranchialdarm der obere Teil der Rinne selbständig. Er wird zu einem in das Mesenter vorspringenden Divertikel, das nur durch einen einige Hundertstel Millimeter hohen Spalt mit der Rinne kommuniziert. Abgesehen von der Mündung hat dieser Blindsack die Form desjenigen, den ich bei *B. carnosus* beschrieben habe, mit dem Unterschied aber, daß er nach hinten verläuft. Die Lateralsepta enden medial gerade an der Grenze zwischen dem Darm und dem darüber liegenden Blindsack und setzen sich weiter hinten schließlich an den Darm an. Das Divertikel hat rechteckigen Querschnitt und steigt caudalwärts an, wobei gleichzeitig sein Lumen sich verringert. Da sein Epithel vollständig zerstört ist, zeigt es sich als breiter Spalt in dem Mesenter. Schon nach 18 Schnitten ist es vollständig verschwunden. Gerade wie das Verhalten des Divertikels und der dorsalen Rinne abnorm ist, weicht auch das Gefäßsystem des postbranchialen Darmes von dem der bekannten Formen ab. Der Verlauf der lateralen Commissuren wird dadurch verwickelt und verwischt, daß jederseits unter dem Divertikel eine kleine Gonade sich in der Zugrichtung der vom Septum abzweigenden Commissuren vorfindet. Durch die Membranen derselben, durch die des schräg nach oben gerichteten Blindsackes, die ebenfalls noch angeschnitten werden, durch das unsymmetrisch verschobene Mesenter und die auf beiden Seiten ungleichmäßig ausgebildeten lateralen Septa entsteht ein Wirrwarr zum Teil mit Blut gefüllter Membranen, das ein genaues Unterscheiden der Commissuren unmöglich macht. Erst nach einigen Schnitten haben sich die Verschlingungen nach der Mitte verschoben, auch das Mesenter läuft in der Mittelebene, worauf sich 2 Gefäße aus dem Membrannetzwerk frei machen und in der Höhe eines Viertels des sehr langen Mesenters über dem Darm in dasselbe münden. Gerade in demselben Querschnitt endet mitten im Mesenter die Spitze des Divertikels. Im Mesenterium zieht das aus den lateralen Commissuren durch deren Vereinigung entstandene

Gefäß ca. 500  $\mu$  in aufsteigender Richtung, um sich in das dorsale Gefäß zu ergießen. Hinter dieser Kommunikation wird der mediale Kiel schwächtiger, und der Postbranchialdarm geht stetig in die Genitalregion über, ohne daß irgendwelche dorsale Taschen in das Lumen des Darmes der Genitalregion einragen. Das Verhalten dieses Tieres scheint mir nicht normal zu sein und zeigt, ebenso wie das zweite Stück von *B. carnosus*, wie locker die Gestaltung des Postbranchialdarmes an ein bestimmtes Schema gebunden ist.

*Glossobalanus minutus.*

Sein postbranchialer Darm ist von SPENGLER in seiner Monographie mit auseinandergezogenen ventralen Wülsten als Flächenpräparat abgebildet worden. Postbranchialdarm wie laterale Gefäßcommissuren verhalten sich normal. Einen Blindsack sendet die dorsale Rinne nicht aus. Die Symmetrie derselben wird durch eingelagerte Pakete von Sporozoen gestört, die als ziemlich große Zellen die Leibeshöhle besonders in der Nähe der Commissuren bevölkern. Die Parasiten sind rund bis eiförmig, enthalten einen großen Kern, an dessen Peripherie ein sich in Hämatoxylin tief schwärzender Nucleolus haftet. Die Lateralcommissuren treten 22 Schnitte hinter dem letzten Kiemenporus auf. Direkt hinter ihnen wird schon der Darm der Genitalregion ringförmig angeschnitten. Dieser ist im Gegensatz zu dem vorhergehenden, engen Ösophagus und der dorsalen Rinne, die beide am meisten dem Ösophagus einer jungen *Pt. laysanica* gleichen (SPENGLER, 1903, tab. 27 fig. 39), weit offen. Er stülpt sich über den Darm der vorhergehenden Region wie ein halb umgekremelter Handschuhfinger (Taf. 29 Fig. 32). Der Ösophagus samt dorsaler Rinne bildet nämlich im Querschnitt nur einen seitlich zusammengedrückten Ring, der zwischen dem dorsalen und ventralen Mesenter hängt, der Darm der Genitalregion ist dagegen bei derselben dorso-ventralen Höhe transversal sehr ausgedehnt und kann sich so leicht über den Darm der vorhergehenden Partie schlagen, wie es ähnlich, doch nicht so ausgeprägt, bei *Gl. hedleyi* geschieht, dessen postbranchialen Darm SPENGLER in „Neue Beiträge III, fig. K“ abbildet. Die Strecke, die dieser Übergang des Postbranchialdarmes in den Genitaldarm einnimmt, ist verglichen mit den paarigen Ausläufern desselben Organs bei den *Balanoglossus*-Arten sehr kurz. Sie beträgt nur 17 Schnitte.

Es ist im Hinblick auf WILLEY's Kiementheorie nicht uninteressant, auf die Tatsache einzugehen, daß die Kiemenregion an

ihrem Ende durch eine Gefäßcommissur abgeschlossen ist, die die drei dorsalen Stämme miteinander verbindet. Nach WILLEY's Theorie soll, nachdem in phylogenetisch früheren Stadien eine abwechselnde Zonenverteilung der Kiemen und Gonaden bestanden habe, für die Gonaden eine Verlagerung in die Pleuren und eine Verdrängung aus der Kiemenregion stattgefunden haben. Während die Gonaden der oxydierenden Nähe der Kiemen entzogen wurden, sollen sich in korrelativer Weise die Lateralsepten gebildet haben, zu dem eigentlichen Zweck, die Gonaden mit Blut zu versorgen. Daß eine Beziehung zwischen den Lateralsepten und den Gonaden wirklich besteht, aber in anderer Weise als WILLEY angenommen hat, bewies SPENGEL, indem er darlegte, daß die Lateralsepten die Bahnen sind, in denen das Wachstum und die Verbreitung der Gonaden im Körper vor sich geht (SPENGEL, 1904a, p. 302). Jedoch ist die ernährende Funktion der Lateralsepten durch das Blut, das sie in ihren Gefäßen führen, gewiß nicht der zureichende Grund ihrer Entstehung, denn in diesem Falle würden die Lateralgefäße nicht ihren Inhalt durch die Commissuren in das dorsale Hauptgefäß zurückfließen lassen, bevor sie in die Genitalregion, den Ort der verlegten Gonaden, eintreten.

Ein kurzes Wort noch über eine mechanische Funktion des Postbranchialdarmes! Die beiden Ausstülpungen der Cölome, die frei nach hinten in die Darmhöhle eindringen, schließen den Postbranchialdarm ventilartig ab. Es ist klar, daß sie einem Flüssigkeitsstrom, der von vorn nach hinten fließt, keinen Widerstand entgegensetzen können, denn sie würden dann auseinandergedrückt werden und vergrößerten so das Lumen. Anders ist es, wenn durch Stauungen in dem mit Schlamm gefüllten Darm, wie sie bei Bewegungen des Tieres eintreten müssen, ein Rückdrängen des Darminhaltes erfolgt. Durch den Druck von hinten werden sich die beiden Lappen klappenartig schließen und so den Kiemendarm vor Verunreinigung bewahren.

### Die Leberregion.

Wie es typisch für die Gattung ist, besitzt *B. carnosus* zwei Wimperfurchen, was schon WILLEY festgestellt hat. Was die in zwei Reihen angeordneten Lebersäckchen betrifft, so weise ich auf die Bemerkungen hin, die ich in der Schilderung des Äußeren gemacht habe. Das Epithel der Säckchen, die ich histologisch gut erhalten fand, fiel durch seine Trennung in eine basale und eine



dem Lumen des Säckchens zugekehrte Hälfte auf. Die basale Grenze der letzten Schicht bildete eine regelmäßige Reihe unverrückbarer, länglicher Zellkerne. Dieses eigentümliche Aussehen entsteht durch die Differenzierung der das Epithel bildenden Drüsenzellen. Ihr basaler Teil ist außerordentlich geschwellt und enthält eine sehr fein granulirte Masse. Dieser bauchige untere Zellteil erhält seinen Abschluß durch den Zellkern, über den hinaus die regelmäßigen feinen Fortsetzungen der Zellen den Drüseninhalt befördern, die mit der unteren Schicht zusammen ein charakteristisches Bild des Leber-epithels hervorrufen.

### *Balanoglossus numeensis n. sp.*

Als PH. FRANÇOIS im Jahre 1890 Neucaledonien bereiste, fand er, wie er in seinen „Choses de Nouméa“ mitteilte, bei Numea auf Neucaledonien Bruchstücke eines „*Balanoglossus*“ (FRANÇOIS, 1891, p. 232). Da zu damaliger Zeit die *Ptychodera flava* ESCHSCH. noch nicht wiedergefunden war, so gab SPENGEL in seiner Monographie der Vermutung Ausdruck, daß die gefundenen Stücke möglicherweise mit *Pt. flava* identisch sein könnten, eine Annahme, die an Wahrscheinlichkeit gewann, als WILLEY eine „*Pt. flava*“ in der Nähe von Neucaledonien auffand. Als nach einigen Jahren aber durch freundliche Vermittlung von Herrn Prof. CAULLERY das von FRANÇOIS gesammelte Material in die Hände meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. SPENGEL, kam, stellte sich doch heraus, daß es sich um eine ganz andere Art handelte. Herr Prof. SPENGEL überließ mir die Stücke freundlichst zur Untersuchung samt einigen Abbildungen, die FRANÇOIS nach dem frischen Objekt ausgeführt hatte (Fig. 18—21).

### Material und äußere Beschreibung.

Das in meinen Händen befindliche Material war folgendes:

3 Individuen mit vollständiger Eichel und Kragen und einem Teil der Branchiogenitalregion. Die Stücke waren vor der Leberregion abgebrochen und mehr oder weniger stark gekrümmt.

Das 4. Stück war vollständig bis auf die Eichel, von der nur der Stiel noch erhalten war. Der Rumpf war auf der Ventralseite aufgeschlitzt. Außerdem lagen noch einige kleinere Bruchstücke des Tieres vor, fast alle Teile aus der Branchiogenitalregion, nur eines enthielt den Übergang der Leber- zur Caudalregion, wobei auf die Leberregion etwa 1,4 cm, auf den Caudalabschnitt 1,1 cm kamen.

Schon auf den ersten Blick läßt sich die neue Form der Ptychoderidengattung *Balanoglossus* einreihen, denn ihre weiten, gut ausgebildeten Genitalflügel, ihre runden Kiemenporen, die sie von der Gattung *Ptychodera* trennen, stellen ebenso wie der außerordentlich lange, die reduzierte Eichel einhüllende Kragen unverkennbare Charakteristika dieses Genus dar. Dieses letzte, überaus eigentümliche Merkmal des die kleine Eichel wie eine Scheide umgebenden Kragens ist in diesem Grade bis jetzt nur bei *B. carnosus* bekannt gewesen; es legte daher einen Vergleich der Numea-Form mit *B. carnosus* nahe. Ihrem Habitus nach könnte man sie für ein unerwachsenes Exemplar dieses *Balanoglossus* halten, denn bei oberflächlicher Betrachtung ist die Größendifferenz beider Formen der Hauptunterschied. Da andererseits erfahrungsgemäß die Enteropneusten einer Art nach den Fundorten variieren, konnte doch SPENGLER die Art *Pt. flava* nach den 3 Fundorten Neucaledonien, Funafuti und Laysan in ebenso viele Unterarten spalten, so sollte eine Untersuchung die Frage der Artselbständigkeit entscheiden. Diese schien um so wahrscheinlicher, als *B. carnosus* von Neucaledonien noch nicht bekannt ist, außerdem das Material von Numea sich durch auffallende Einheitlichkeit und Gleichförmigkeit auszeichnet, was sich von den gesammelten Stücken von *B. carnosus* bezüglich Größe und Mächtigkeit nicht behaupten läßt. Durch die Untersuchung hat es sich herausgestellt, daß die Numea-Form eine neue, wohlunterschiedene Art ist, die mit *B. carnosus* in naher Verwandtschaft steht. Nach ihrem Fundort benannte ich sie *Balanoglossus numeensis*.

Ich lasse ihre Maße folgen und, um den Größenunterschied von *B. carnosus* zu kennzeichnen, die entsprechenden Maße dieser Art nach WILLEY's Tabelle.

*Bal. numeensis* (in mm).

	Exemplar 1	2	3	4
Eichellänge	nicht gemessen	5	5	—
Kragenlänge	9,2	7,3	7,5	9,5
Länge der Branchialregion	24,5	18	—	19,5
Länge der Genitalregion	—	über 45	—	60,5
Zwischenstrecke	—	—	—	0
Länge der Leberregion	—	—	—	17—18
Länge der Caudalregion	—	—	—	fast 100

*Bal. carnosus* (in mm) nach WILLEY.

	Exemplar	1	2	3	4	5
Eichellänge		6	8	10	—	—
Kragenlänge		17,5	16	22,5	14	12,5
Länge der Branchialregion		—	—	92	26,5	29,5
Länge der Genitalregion		—	—	160—170	—	64
Zwischenstrecke		—	—	10	—	—
Länge der Leberregion		—	—	106	—	—
Länge der Caudalregion		—	—	about 1 foot	—	—

Auffallender noch als bezüglich der Länge der Regionen divergieren die Arten in bezug auf Quer- und Höhendurchmesser. Hat *B. carnosus* in der Kiemenregion 9,5—11,2 mm Querdurchmesser, bei dorsal geschlossenen Pleuren einen Höhendurchmesser von 14—14,5 mm, also ein Verhältnis von ca. 10 : 14, so sind die konstanten Abmessungen von *B. numecensis* 4,9—5,4 mm Querdurchmesser und 5—5,8 mm Höhendurchmesser derselben Region, sie verhalten sich also wie ca. 10 : 10.

## Äußere Beschreibung (Taf. 27 Fig. 18, 19, 20, 21).

Der Kragen hüllt, wie schon oben gesagt wurde, die Eichel vollständig ein, in weit höherem Grade noch als bei dem mir zu Gebote stehenden Stück von *B. carnosus* und dem Exemplar, dessen Abbildung WILLEY gegeben hat. Der Kragen selbst ist, verglichen mit dem von *B. carnosus*, länger und erscheint daher schlanker, obwohl er einen verhältnismäßig größeren Durchmesser besitzt. Die für *B. carnosus* typische eine Einschnürung des Kragens in kontrahiertem Zustande, die ihn in der Mitte einengt, ist nicht vorhanden, vielmehr fand ich eine Abteilung des Kragens durch 2 Ringfurchen angedeutet, die je ein Drittel der Kragenlänge abgrenzen. Als Ganzes betrachtet, überwiegen Eichel und Kragen gegenüber den übrigen Teilen weit, was bei *B. carnosus* nicht zutrifft, dessen Branchio-genital-, Leber- und Caudalregion enorm verlängert ist. Auch bei *B. numecensis* fallen die Genitalflügel am Ende der Geschlechtsregion steil ab, um aber ohne Zwischenraum (das Intervall der Genital- und Leberregion von *B. carnosus* beträgt 1 cm) von den Leberanhängen abgelöst zu werden. Die Pleuren sind wie bei *B. carnosus* in der Nähe des Kragens am kürzesten und schließen dort eng zusammen; ihre Länge ist am größten in der Mitte der Branchio-genitalregion. Auf der Innenwand der Pleuren ist das drüsige



Epithel in bekannter Weise gefurcht, ohne daß die Bildung von auffallenden Drüseninseln sehr ausgesprochen wäre.

Die Leberanhänge sind relativ kurz, beilförmig und bilden zwei regelmäßige, dorsale Parallelreihen, die, kleiner und kleiner werdend, allmählich verschwinden. Wie bei *B. carnosus* liegen die Lebersäcke blattähnlich aneinander gedrängt und sind daher vollständig plattgepreßt, so daß bei einer Betrachtung der Rückenseite nur die konvexen, dorsalen Ränder zu sehen sind, nicht aber, weil die distalen Enden des haken- bis beilförmigen Anhangs fest auf die Epidermis, seitlich von ihrer Einmündung, gedrückt sind, die konkaven Ränder der Unterseite des Säckchens. Die von WILLEY bei *B. carnosus* vorgefundene Zähnelung des Randes ist bei meiner Art nicht vorhanden.

Was die Caudalregion betrifft, so findet sich auf ihrer Dorsalseite der bekannte und verschiedenmal beschriebene Doppelstreifen aus drüsigem Epithel, der links und rechts vom dorsalen Nerven verläuft und scheinbar die Fortsetzung der Lebersäcke in der Caudalregion bildet. Wie SPENGLER (1903, p. 315) nachgewiesen, bestehen zwar Beziehungen der Lebersäcke zu den schrägen, unter sich parallelen Darmfurchen, indem sie als lokale Vertiefungen derselben aufzufassen sind, keineswegs „in streng gesetzmäßiger Weise“ aber entsprechen jenen die Drüsenwülste der Haut.

#### Die Eichel (Taf. 28 Fig. 22—28).

Die Eichel erscheint im vorderen Teil ihres Sagittalschnitts von fast gleichem dorsoventralen Durchmesser und verläuft in ihrem weitaus größeren, vorderen Abschnitt, der den Zentralkomplex der Eichel nicht mehr enthält, parallel dem die äußere Scheide bildenden Kragen. An der Stelle des Übergangs zu dem die basalen Organe enthaltenden Stiel knickt sie scharf um und setzt sich mit gedrungenem Hals in der Höhe des ersten hinteren Drittels der Kragenlänge an die Dorsalwand dieses Körperteils. Diese Knickung, eine Folgeerscheinung des verlängerten Kragens, macht sich in der Lage und Gestalt der inneren Organe bemerkbar und ergibt besonders in den Biegungen des Eicheldarmes und der fast horizontalen Lage des Eichelskelets charakteristische Unterscheidungsmerkmale von anderen Arten. Ebenso nähert sich der Winkel, unter dem der Eichelstiel der Kragenwand aufsitzt, mehr einem rechten als bei irgendeiner anderen Enteropneustenart.

Epidermis. Die Eichel ist mit einer gleichmäßigen Epidermis

bedeckt, in der sich die „dreierlei Elemente . . . , die drüsige Natur haben dürften“ vorfinden. „Die grob alveolären und die wasserhellen Drüsen sind hier sehr spärlich, es herrschen also die feinkörnigen vor“ (SPENGLER, 1903, p. 355). Am Stiele der Eichel läßt sich jedoch eine Differenzierung der Epidermis feststellen, die mit der außerordentlichen Vermehrung und Schichtverdickung der Nervenfasern in Verbindung steht. Zwei Wülste umziehen den Stiel, ihre Zellen sind meistens einfache Stützzellen, untermischt mit nur sehr wenigen „Eiweißzellen“, deren distales Ende als drüsiger Secretbecher lebhaft bei der Tinktion gefärbt ist. Die Nervenfasernlage ist äußerst dünn, kaum zu konstatieren an der Eichelspitze, nimmt, je mehr man sich der Basis der Eichel nähert, an Mächtigkeit zu und erreicht in den oben erwähnten Epidermiswülsten fast die Hälfte des gleichhoch gebliebenen Epithels. Dorsal steht diese Nervenfasernlage mit dem Kragenmark in kontinuierlichem Zusammenhang und erscheint als Fortsetzung des Dorsalnerven im Kragenmark über dem Nacken der Eichel. Von diesen beiden Epidermisringwülsten liegt der hinterste auf der Höhe des Eichelporus. Auf Sagittalschnitten von *Bal. clavigerus*, welches Objekt ich auch fernerhin zur Vergleichung als den am leichtesten zu beschaffenden *Balanoglossus* oft benutzen werde, sind die zwei Ringwülste in der bei *Bal. nuneensis* auch auf der dorsalen Seite so deutlichen Ausbildung nicht vorhanden. Wohl aber findet sich dieselbe dicke Nervenfaserschicht, dieselbe eigenartig differenzierte, fast drüsenlose Epidermis des Eichelstiels, der durch eine Furche von der übrigen mit dem gewöhnlichen Drüsenepithel versehenen Eichel abgetrennt ist. Außerdem ist durch das aufrechter stehende Skelet die Nervenfaserschicht und die differenzierte Epidermis in eine mehr nach vorn verschobene Lage gekommen.

Cölom. Die Ringmuskulatur unter der Basalmembran der Epidermis bildet nur eine dünne Schicht und steht hierin weit dem gerade durch seine Ringmuskulatur ausgezeichneten *B. clavigerus* nach, dessen spezifischer Ringmuskelwulst an der Eichelbasis ihm abgeht. Ebenso übertrifft ihn an Stärke der Schicht *Bal. australiensis* und vor allem sein nächster Verwandter *B. carnosus*. Eine ebenfalls äußerst schwache Ringmuskulatur erwähnt SPENGLER in seiner Beschreibung des *B. gigas*. Nach innen ist diese einfache Muskellage von einer feinen Membran gegen die Längsmuskulatur abgeschlossen, deren Analyse SPENGLER in seiner Monographie gibt.

Die Längsmuskulatur des somatischen Blattes entspricht dem

Typ der Ptychoderiden, den SPENGLER durch seine Beschreibung der sich bei *Gl. minutus* vorfindenden Verhältnisse festgestellt hat. Sie erfüllt hier den ganzen Raum zwischen Spitze der Eichel und dem Ende des Zentralkomplexes mit ihren in das Bindegewebe eingeschaideten Fasern, nimmt also, da die basalen Organe kaum über den Hals hinaus in die Eichel eindringen, etwa drei Viertel der Eichellänge ein. Trotz dieser relativ größeren Länge ist sie im Vergleich mit *B. carnosus* nur sehr schwach, was ja durch den Verlust der Funktion der Eichel, als Fortbewegungsorgan zu wirken, erklärlich ist. Bei der gewohnten radialen Zerklüftung der Längsmuskulatur imponieren die kompakten, sehr dicken Längsstränge von *B. carnosus*, denen gegenüber das Perimysium in seiner schwammigen Konstitution sehr in den Hintergrund tritt. Bei *B. numeensis* dagegen ist gerade das Bindegewebe der hauptsächliche Bestandteil des Füllmaterials der Eichelspitze, das besonders in den hinteren Schnitten vor dem Eichelstiel vollkommen die Lücken zwischen den Muskelradialen ausfüllt. Die Längsmuskulatur entspricht insofern den typischen Befunden, als ihre Fasern sich an beiden Enden der Epidermis anheften, doch ist ihr Zug etwas spezialisiert. Vor dem Zentralkomplex hat sich ein großer Teil der Muskelfasern zu einem zentralen Bündel vereinigt, das jedoch nicht lange als solches besteht. Kurz vor den basalen Organen biegt es plötzlich ab, seine Fasern breiten sich aus und setzen sich an den Seiten jener dorsalen Knickung der Eichelwand an, die so eigentümlich für *B. numeensis* ist. Man findet daher in den betreffenden Querschnitten die Fasern sehr dicht, symmetrisch auf beiden Seiten der Medianen und zwar fast nur dorsal verlaufen. An der entsprechenden Stelle lassen sich bei *B. carnosus* zwei Muskelzüge beobachten.

Auf Schnitten im vorderen Teil der Eichel, in dem die bekannten radialen Spalten dominieren, ist die Höhle hauptsächlich mit Bindegewebe erfüllt, neben dem die Muskulatur geradezu verschwindet. In diesen Schnitten und auf peripheren Längsschnitten fielen radiale und Längsstreifen auf, die aus Bindegewebszellen bestanden, welche zeilenartig hintereinander geordnet sind. Sie sind stärker färbbar als die gewöhnlichen Zellen und haben eine bestimmte Richtung. Ob sie Muskelstrahlen einschneiden, vermag ich nicht gewiß festzustellen.

Die dorsoventrale Muskelplatte ist äußerst reduziert, noch mehr, als es bei der schon sehr schwachen von *B. carnosus* der Fall ist. Die Differenz von der gut ausgebildeten, an Muskelfasern



reichen Platte des *B. clavigerus*, die frei über die Spitze des Zentralkomplexes zieht, ist daher äußerst prägnant. Nach hinten setzt sie sich als eine dünne, die dorsolateralen Dachflächen der Herzblase bekleidende Schicht fort.

### Das Lageverhältnis des Zentralkomplexes und des Eichelcöloms.

Die einzelnen Organe des Zentralkomplexes ragen gleichweit in das Innere der Eichel hinein. Die Splanchnothek deckt sie mit ihren charakteristischen, kleinen, reich wuchernden Zellen zu, während an gleichem Ort der Hohlraum des Cöloms die axialen Organe umgibt. Auf den Querschnitten durch die Spitze des Komplexes hat das Divertikel kreisrunden Umfang, und dorsal von ihm setzt sich dicht die im Querdurchmesser schmalere, dorsoventral jedoch zwei Eicheldarmdurchmesser sich ausdehnende Herzblase an. Der Glomerulus, ganz bedeckt von der üppigen Splanchnothek, läßt seine dünnen, feinen Gefäße fast das ganze Pericard umspinnen, obwohl sie sich nur wenig über die Herzblasenwand emporheben. In dieser Höhe verlaufen einige dorsoventrale Muskelfasern, Überreste der bei anderen Enteropneusten gut entwickelten Muskelpatte. Nach hinten zu bleiben diese Fasern dorsal bestehen und bilden ein Septum, das die dorsalen Cölomtaschen voneinander scheidet. Hier finde ich auch wieder die schon bei *B. carnosus* angetroffenen Concremente im vorderen Teile der Herzblase und des Eicheldarmes in kleinen Häufchen abgelagert. Wenige Schnitte nach hinten hat sich dorsal die Herzblase schon mit der Spitze ihres herzförmigen Querschnittes an die Epidermismembran angeschlossen und auch einen Seitendurchmesser erreicht, der den des immer noch kreisrunden Eicheldarmes um das Doppelte übertrifft. Ventral ist das noch im Zentrum des Stieles befindliche Divertikel durch ein dünnes Septum mit der Epidermis verbunden, so daß das Cölom nach hinten zu vollkommen in zwei Hälften getrennt ist. Die Muskelschicht des somatischen Blattes ist sehr hoch und reduziert so den eigentlichen Hohlraum zwischen den beiden Cölomblättern auf zwei schmale, sichelförmige Spalten um den Zentralkomplex (Taf. 28 Fig. 22). Der Eicheldarm beginnt sich zu verdicken, weicht aber in seinem Lageverhältnis zur Herzblase von *B. carnosus* ab. Das Pericard nämlich umfaßt mit seinen beiden ventralen Flügeln den dorsalen Teil des Eicheldarmes, ein Befund, der bei *B. carnosus* nur für das hinterste Ende der Herzblase zutrifft. Je

weiter man sich der Basis der Eichel nähert, desto schwächer wird die Längsmuskulatursschicht, nur in den Ventraltaschen behält sie eine die laterale und dorsale Schicht vielfach übertreffende Stärke (Taf. 28 Fig. 24). Vergleicht man diese Verhältnisse mit den entsprechenden von *B. clavigerus*, so findet man einen weitgehenden Unterschied bezüglich der Längsmuskulatur. Bei der Numea-Art entspricht einer relativ kräftigen ventralen Muskelschicht eine schwache Dorsalmuskulatur, während bei *B. clavigerus* nur sehr schwache Ventralmuskeln zu beobachten sind, die übrige Muskulatur jedoch starke laterale Verdickungen bildet. Im ganzen steht auch in der Anordnung der Längsmuskulatur *B. carnosus* der neuen Art am nächsten. Der Glomerulus erreicht bei weitem nicht die Ausdehnung, die er bei *B. carnosus* und *B. clavigerus* hat, so daß dementsprechend in diesem hinteren Teil eine verhältnismäßig geräumige Höhle den Zentralkomplex umfängt.

In seinem hinteren Teil weicht der dorsale Ansatzfirst der Herzblase von der Medianen nach der rechten Seite zu ab, was zur Folge hat, daß die rechte dorsale Cölomtasche sich verengt und schließlich blind endigt, während die linke in eine mit hohem, typischen Epithel ausgekleidete Eichelpforte mündet, deren Porus sich auf einem dorsalen Hügel genau in der Mittelebene öffnet (Taf. 28 Fig. 25, Taf. 29 Fig. 27). Die Eichelpforte bildet keine lange Röhre, sondern eine im Querschnitt fast kreisrunde Blase, die mit kurzem Gang auf der Höhe der zu einer beträchtlichen Erhebung aufgewulsteten Epidermis mündet. Die Blase selbst hat eine etwas andere Gestalt als die von *B. carnosus*. Ihr Lumen ist kreisrund, in der Längsrichtung des Tieres jedoch ganz niedrig und mündet in beiden Exemplaren fast direkt nach außen, so daß der Porus gerade an den Rand der vorderen epidermalen Kragentasche zu liegen kommt. Sie ähnelt also der des *B. carnosus*, ohne dessen angedeutete Zweiteilung aufzuweisen. Ebenso schickt sie wie jene einen kurzen, zweizipfeligen, taschenförmigen Fortsatz nach hinten unter das Kragenmark.

Wie grundverschieden die Gestaltung der Pforte dieser Gruppe von der von *B. clavigerus* ist, beweist die Tatsache, daß sich dort ein dünner Kanal vom Porus noch etwa 30 Schnitte zu  $10\ \mu$  nach vorn in die Eichel erstreckt.

In Schnitten hinter dem Eichelporus macht sich ziemlich plötzlich, durch das Schmälerwerden des Eichelstieles und eine Verdickung des Eicheldarmes veranlaßt, eine Zurückdrängung der Ventraltaschen nur auf die Ventralseite und ihre Reduzierung

zu einem durch das Ventralseptum halbierten, zuerst spaltförmigen, dann mehr zylindrischen Kanal bemerkbar (Taf. 28 Fig. 26, Taf. 29 Fig. 28). Das Ventralseptum schließt fast bis zum Ende des Kanals beide Halbtteile voneinander ab, dann aber scheint es in seiner Mitte aufgelöst zu sein. Die beiden dorsalen und ventralen Ansatzstellen sind dort allein als unvollständige Scheidewand erhalten, überzogen von den zu einem regelmäßigen, einzelligen Epithel angeordneten kubischen Zellen des Cöloms. Zwischen den beiden Membranen des Septums verlaufen mit Blut gefüllte Gefäße.

### Eicheldarm und Eichelskelet.

Nach den allgemeinen Angaben, die ich über den Eicheldarm im vorigen Kapitel gemacht habe, kann ich seine Beschreibung nur mangelhaft vervollständigen, da sein Gewebe keineswegs so erhalten ist, wie es wünschenswert wäre. Seine Gestalt im Sagittalschnitt wird bestimmt durch die oben erwähnte Einknickung der Eichel und ihres Stieles und durch die Fortsätze und Vorsprünge des eigenartig horizontal liegenden Skelets. Bei einem schön ausgestreckten Exemplar wendet sich das enge Lumen, nachdem der Eintrittskanal nach dem Porus gerichtet war, über dem Skelet ventralwärts, biegt dann wieder in die Richtung der Längsachse ein und endet wenig über den Eichelstiel hinausragend. Der Eicheldarm hat seiner Schmächtigkeit und Kürze wegen nicht die Bedeutung im Zentralkomplex wie das gleiche Organ bei *B. carnosus* und *B. clavigerus*. In seinem Anfangsteil erscheint er auf Querschnitten als Rinne im Darm, von ihm abgetrennt durch die quergeschnittenen Hörner des Eichelskelets. Einige Schnitte weiter vorn hat sich die Rinne mit den einander genäherten Schenkeln, die bald verschmelzen, überdacht. Aus diesen Schenkeln hat sich dann jener charakteristische Doppelkörper gebildet, der in dem Skelet einer jeden Enteropneustenart die Fortsetzung des eigentlichen „Körpers“ (nach der Nomenklatur SPENGLER'S) bildet. Er geht ohne Unterbrechung in den viereckigen „Körper“ über, der in die Ventralseite des Divertikels eindringt und dieses die gewohnte Bohnenform im Querschnitt annehmen läßt. Schon hier ist der Eicheldarm durch verdickte Membranen an seinen Wandungen ringsum versteift. An derselben Stelle, wo der Körper zu einem einheitlichen Block wird, legt sich von der Ventralseite der Kiel auf den Körper, um gleichzeitig vollkommen mit ihm zu verschmelzen. Während der Kiel bei anderen Arten aus zwei einen spitzen Winkel einschließenden Dachflächen besteht, die an ihrem



ventralen Teil verschmolzen sind und alsdann kielartig vorspringen, liegen die beiden Platten in ihrem hinteren Teil fast in einer Ebene, nur medial verdickt, so daß sie hier als eine Annäherung an andere Arten einen kleinen Zahn aufweisen. Weiter vorn wird allerdings der von ihnen eingeschlossene Winkel stumpf und die Platten zugleich dicker. Der Kiel, der das festeste und kompakteste Stück des Skelets ist, hat sich auf dieser Höhe ganz vom „Körper“ getrennt. Ein merklicher Zwischenraum scheidet ihn von diesem Bestandteil, der gleich vor der Abtrennungsstelle reduziert wird und schließlich nichts anderes darstellt als eine geringfügige Verdickung der ventralen Wand der Eicheldarmmembran. Für diese kurze Strecke ist sein in das Innere des Divertikels kammförmig eindringender Block vollkommen geschwunden. Die senkrecht auf dem vorderen Ende des Körpers stehende Endscheibe (SPENGEL) ist bei der neuen Art sehr dünn und erstreckt sich lange nicht so weit ventral- und seitwärts, wie man gemäß der Ausdehnung der Divertikel-ausstülpung erwarten sollte. Die Endscheibe ist eigentlich weiter nichts als eine mäßig verdickte Basalmembran. Nach vorn von dieser Endscheibe lassen nur noch die ventrolateralen Taschen des Eicheldarmes bogenförmig geschwungene Verdickungen der Membran entstehen, die natürlich mit der Endscheibe zusammenhängen (Taf. 29 Fig. 28). Diese Verstärkung der Membranen rings um den Eicheldarm führt zur Entstehung einer außerordentlich wohlentwickelten „chondroiden Substanz“. Der Einfluß der Ventraltasche des Eichelcöloms auf die Bildung des Skelets ist im Gegensatz zu *B. carnosus* unbedeutend. Sie beschränkt sich darauf, als vordere Fortsetzung des Kieles eine chondroide Masse zu bilden, die den Raum zwischen Epidermis und „Endscheibe“ ausfüllt. Der von einer starken Membran umgebene Eicheldarm hat, während er über dem Skelet verläuft, seine Gestalt nicht wesentlich verändert, nur in dem vorderen Teil des „Körpers“ geht von diesem Block eine Membranbrücke quer durch den Eicheldarm zu dessen dorsaler Decke, unterbricht aber das Lumen nur in der Mitte und für die Strecke von einigen  $\mu$ . Der Eicheldarm unterscheidet sich auch in diesem Punkt von *B. carnosus*, wo die Skeletsubstanz mit mehreren Fortsätzen in das Divertikel eindringt und eine Aufteilung (nach WILLEY in drei Äste) zur Folge hat, wobei die Masse des Organs außerordentlich zurückgebildet ist. Dorsal grenzt er direkt an die Perihämalräume an, soweit diese nach vorn dringen. Nachdem der Eicheldarm schwächer geworden ist, also kurz vor der Endscheibe, vertauscht er seinen bohnenförmigen

Querschnitt mit einem etwa quadratischen, und sein Lumen wird, soweit es aus den vorhandenen Resten des Epithels geschlossen werden kann, ziemlich groß und elliptisch. Allmählich wird er umfangreicher, bis er plötzlich vor dem Skelet zu einem mächtigen, fast den ganzen Querschnitt der Eichel einnehmenden Organ wird. Er stülpt an jedem seiner vier Ecken eine umfangreiche Tasche aus, von denen die beiden ventrolateralen den Ventraltaschen des *B. clavigerus* entsprechen (Taf. 28 Fig. 26). Den Überresten der Epithelzellen des Eicheldarmes zufolge ist das Hauptlumen der so charakteristischen Erweiterung des Eicheldarmes in einen horizontal liegenden Spalt auseinandergezogen, der zwei Drittel der Breite des Divertikels einnimmt und im Querschnitt so gekrümmt ist, daß seine Konkavseite ventralwärts gerichtet ist. Die vier Taschen haben ebenfalls ihre eigenen Lumina, die teils spalt-, teils kreisförmig, nie aber groß sind. Daß sie mit dem Hauptlumen in Verbindung stehen, glaube ich in Abrede stellen zu können. Neben dem Hauptlumen kommen noch einige unregelmäßige Teilöffnungen vor, wie man sie immer antrifft. In seinem weiteren Verlauf nach vorn wird das Divertikel in allen vier Richtungen stark reduziert, seine Taschen verschwinden, und es bleibt ein Stab übrig, an dessen dorsale Seite sich zuerst unsymmetrisch die Herzblase anlegt, während ventral die in das Hauptcölom der Eichel übergehenden ventralen Cölomtaschen sich anschließen. Seine Gestalt bleibt etwa viereckig, nur daß seine dorsale Fläche sich in ihrer Mitte kuppelartig in die Herzblase bzw. den zentralen Blutraum hineinwölbt, was ein sehr gutes Merkmal abgibt gegenüber der rinnenartigen Vertiefung an der entsprechenden Stelle bei *B. carnosus*. Ein deutliches Lumen konnte ich nicht beobachten. An seiner vordersten Spitze wendet er sich etwa hakenartig dorsalwärts, jedoch nicht so ausgeprägt wie bei *B. clavigerus*. In seinem hintersten Teil enthält seine dorsale Wand (wie bei *B. carnosus*) viele Drüsenzellen.

Widmen wir der quadratischen Region mit den vier Taschen des Divertikels einige vergleichende Betrachtungen. Gerade sie scheint ein brauchbares Merkmal für die Gruppierung der Arten zu liefern. Es ist augenscheinlich, daß *B. carnosus* fast dieselben Verhältnisse des Eicheldarmes in der Höhe hinter dem Eichelporus bietet, daß aber auch *B. biminiensis* und die dieser Form außerordentlich nahestehende Art *B. jamaicensis* nach der Untersuchung WILLEY's den charakteristischen, im Querschnitt quadratischen Eicheldarm mit je einer Tasche mit Lumen an jeder Ecke besitzt.

So on WILLEY fällt die Übereinstimmung der drei letzten Arten auf. Er schreibt von *B. biminiensis*: „It [the coecal dilatation] recalls somewhat the condition met with in *Pt. [B.] carnosa*, especially in regard to the occurrence of dorso-lateral pockets in connection with the dorsal or main division of the lumen of the stomochord“ (WILLEY, 1902, p. 289.). Diese drei sicherlich nahe verwandten Formen erhielten also in *B. numeensis* eine Art, die die Gruppe vervollständigte. Sie zeigt zwar bezüglich des Eicheldarmes die Abweichung, daß die bei den anderen Formen ihn seitlich flankierenden vorderen Skeletthörner vollkommen fehlen. Aber dies ist nur eine Folgeerscheinung des an und für sich schon degenerierten Zustandes des Skelets und des Verlustes der Fortbewegungsfunktion, die die Eichel an den Kragen abgegeben hat. Unter den übrigen Arten des Genus *Balanoglossus* ist nur eine Form sicherlich im Besitze auch einer dorsalen Ausstülpung: *B. gigas*. SPENGEL hat in seiner Monographie diese Art beschrieben und einen Querschnitt durch die fragliche Region des Eicheldarmes abgebildet. Es finden sich dort zwei dorsolaterale Ausstülpungen, die allerdings insofern von den anderen, durch dorsolaterale Taschen ausgezeichnete *Balanoglossus*-Arten abweichen, als hier ein großes Lumen den Eicheldarm durchzieht und die dorsolateralen Taschen noch nicht abgeteilt sind. Doch ist dieses Verhalten nicht weiter auffallend, denn auch in dem von mir untersuchten Exemplar von *B. carnosus* kommunizierte in ganz ähnlicher Weise das Hauptlumen mit den dorsolateralen Teillumina. Ob *B. aurantiacus* in Konnex mit der Gruppe steht, erscheint zweifelhaft. SPENGEL beschreibt seinen Eicheldarm: „Die seitliche Verbreiterung des ventralen Blindsacks ist nicht sehr beträchtlich, dagegen ist die Ausdehnung in dorso-ventraler Richtung in seinem Bereich sehr auffallend und noch aus einem den Blindsack nur tangierenden Schnitte ersichtlich“ (SPENGEL, 1893, p. 168). Doch läßt sich hieraus nicht ohne weiteres auf eine Ausbildung der dorsalen Taschen schließen. Wahrscheinlich stehen die genannten Formen mit *B. aurantiacus* in nicht so nahem Zusammenhang, um so mehr als diese Art auch in anderer Weise abweicht, ihr z. B. die ventralen Kiemencöca der anderen Arten abgehen. Die genannten Arten der abgegrenzten Gruppe haben alle als gemeinsame Eigenschaft das Bestreben einer funktionellen Verdrängung der Eichel durch den Kragen, die in der neuen Art *B. numeensis* ihren Höhepunkt erreicht hat. In dem Kapitel über Systematik werde ich die Folgerungen aus diesem Verhalten ziehen.

Vergleichen wir zum Schluß die Skeletverhältnisse der neuen



Art mit denen von *B. carnosus* und *B. clavigerus*. Das Skelet von *B. numeensis* scheint einer Degeneration entgegenzugehen. Selbst das festeste Stück, der Kiel, setzt sich aus lockeren Membranen zusammen, die Lamellen des „Körpers“ sind nicht festgefügt und enthalten große Intervalle. Die nach vorn entspringenden Skeletthörner, die bei *B. carnosus* so kräftige Stücke darstellen und auch bei den beiden zugehörigen westindischen Arten gut entwickelt sind, sind gänzlich geschwunden. Sowohl bei *B. carnosus* wie bei *B. numeensis* ist eine ziemlich weitgehende Selbständigkeit von Körper und Kiel zu konstatieren. Von dem Skelet des *B. clavigerus* sind sie beide sehr weit verschieden. Schon die Endscheibe ist dort von einer Mächtigkeit, die dasselbe Gebilde bei beiden Arten klein erscheinen läßt. Der „Kiel“ oder „Zahn“ hebt den Unterschied besonders hervor. Bei *B. clavigerus* verdient er wirklich den letzten Namen. Er besteht aus den unter spitzem Winkel aufeinanderlaufenden Seitenplatten, als deren mediale Fortsetzung er zahnartig mit scharfer, langer Spitze ventralwärts vorspringt. Außer einer Unterbrechung, bei der der „Körper“ des Skelets äußerst reduziert ist, kann man ihn immer mit dem „Körper“ zu einem einheitlichen Block sich zusammenfügen sehen. Ganz anders bei *B. numeensis*. Von dem „Zahn“ oder „Kiel“ sind eigentlich nur die Seitenplatten vorhanden in relativ schwacher Ausführung, der einheitliche zahnartige Vorsprung fehlt fast ganz. Bei *B. carnosus* ist es ähnlich, doch sind die Seitenplatten immerhin kräftig, bilden aber keinen Vorsprung. Auch ist der Winkel, den sie zwischen sich einschließen, spitz. Aber sie klaffen an ihrem hinteren Ende ventral auseinander, was bei *B. numeensis* nicht stattfindet.

Ebenso ist bei letzterer Form keine Spur des seltsamen, kleinen, wohl als eine individuelle Besonderheit anzusehenden Divertikels zu finden, das ventral vom Eicheldarm zum Skelet emporsteigt.

Was die Bildungsart des Skelets und der Membranen betrifft, so kann ich nicht umhin, auf die Theorie DAWYDOFF's über die Entstehung dieser Elemente näher einzugehen. DAWYDOFF glaubt, daß „die Ansicht von der ectodermalen Natur“ dieser Gebilde fallen gelassen werden müsse (die von SPENGLER niemals behauptet worden ist), weil er bei der Beobachtung früher Stadien eine deutliche, zellige Struktur der Basalmembran gefunden habe: „Ich möchte hier die Aufmerksamkeit darauf richten, dass diese Basalmembran kein strukturloses Gebilde darstellt, denn in ihm sind deutlich Kerne zu erkennen. fig. 16 tab. 14, Textfig. 2a, 2b, 5 beweisen in über-

zeugender Weise die zellige Struktur der Basalmembran“ (DAWYDOFF, 1909, p. 248). In Wirklichkeit beweisen diese Figuren nichts. Die fünf Kerne der fig. 16, die in relativ ungeheurer Entfernung voneinander in die Basalmembran gezeichnet sind, können ebensogut zu den der Membran anliegenden Zellen gehören.

Ebenso unbegründet sind seine „Beweise“ von der zelligen Struktur des Skelets. Die Entstehung desselben aus der zelligen Basalmembran und „durch Verknorpelung der Colenchymzellen“ ist nur behauptet. Die Lektüre von SPENGLER'S kritischer Untersuchung über das Skelet in seiner „Speziellen Morphologie“ würde diese Unklarheit beseitigen. Ich habe gerade auf diese Ansicht hin mir Membranfalten angesehen, die nicht von der Epidermis oder von anderen regelmäßigen und ursprünglichen Epithelien gebildet werden und auch frei von ihnen wachsen, da gerade solche Membranen am ehesten den Forderungen DAWYDOFF'S in bezug auf das Wachstum auf zelliger Grundlage entsprechen müßten. Es sind dies die Lateralcommissuren des Postbranchialdarmes, deren Membranen in der Jugend von der Darmmembran abgefaltet werden und zwar als kurze Striche, um dann frei durch die Leibeshöhle zu ziehen. Hier konnte ich nie eine Spur der zelligen Struktur entdecken, wohl aber fand ich die feinen, cölomatischen Zellen, die in dünner Schicht die Commissuren umkleiden und die Membranen bilden.

Bei *numeensis* ist die chondroide Substanz auf beiden Seiten des Eicheldarmes, besonders dort, wo er seine vier Taschen ausstülpt, in mäßiger Schichtdicke vorhanden und leitet ihren Ursprung von dem Eichelcölom her. Hier findet man die Cölomzelleneinlagerung gröber und mehr haufenweise als in der Nähe der Ventraltasche. Seitlich erstrecken sich dicke Membranen kulissenartig in die Muskulatur und geben ihr Gelegenheit zur Verankerung.

#### Die Herzblase und der zentrale Blutraum.

Die Herzblase des *B. numeensis* ist ein sehr langgestreckter Sack. Die hintere Hälfte ihrer Länge legt sich an die dorsale Epidermis an und zwar in der Medianebene bis etwa zur Kragenpforte, dann aber nach rechts abweichend gibt sie der linken Cölomtasche der Eichel Raum, die zur Eichelpforte führt (Taf. 29 Fig. 27). Vorn wird ihr und dem zentralen Blutraum durch eine leichte Krümmung der Eicheldarmspitze nach hinten, die bei *B. carnosus* etwas deutlicher, in hohem Grade bei *B. clavigerus* ausgebildet ist, ein gewisser Abschluß gegeben. Im Querschnitt betrachtet erscheint

sie als gleichschenkliges Dreieck, das mit seiner Basis auf dem dünneren Eicheldarm aufsitzt. Wie bei *B. carnosus* ist ihre vordere Spitze mit jenem lockeren, spongiösen Bindegewebe erfüllt, das in derselben Beschaffenheit auch das splachnische Blatt des Eichelcöloms aufbaut. In weiter nach hinten gelegenen Schnitten häufen sich die Gewebemassen mehr auf der ventralen Seite auf. Bezüglich des ausfüllenden Gewebes im hinteren Teil der Herzblase läßt sich SPENGEL'S Beobachtung durchaus bestätigen: „Er [der hintere Zipfel der Herzblase] enthält bei keiner Art einen freien Hohlraum, sondern ist von Fasern durchzogen, die vorzugsweise in Querebenen von der rechten zur linken Wand verlaufen, aber in etwas verschiedenen Richtungen, so dass sie vielfach einander kreuzen. Dass dies Muskelfasern sind, kann nach ihrem Aussehen und ihrer Verbindungsweise mit der Wand kaum bezweifelt werden“ (SPENGEL, 1893, p. 512). In der Muskulatur der Herzblase fand ich nichts Abweichendes. Die Ventralseite ist mit kräftiger Quermuskulatur versehen. In den Dorsalwänden konnte ich keine Eigenmuskulatur feststellen. Daß sie keine aus ihrer Wand selbst entstandene Muskulatur aufweisen, war nach SPENGEL'S Untersuchungen zu erwarten. Auch HILL fand sie bei *B. australiensis* nicht (HILL, 1894, p. 16). Doch hat bei *B. numeensis* zum Unterschied die cölomatische Bekleidung der dorsalen Herzblasenwände nur eine schwache Quermuskulatur entwickelt, da, wie ich schon oben ausführte, die dorsoventrale Muskelplatte sehr reduziert ist.

Ventral ist die Herzblase der Länge nach tief eingebuchtet, in diese Rinne ist aber der dorsale Längswulst des Eicheldarmes gut eingepaßt, so daß fast nur in der Mittelebene ein zentraler Blutraum entstehen kann, dessen dreieckiger Querschnitt seine Basis dem Eicheldarm zukehrt. Die Gestalt des Blutraumes unterscheidet sich also wesentlich von *B. carnosus*, wo der Blutraum bei breiter Basis eine ebenso breite und tief gewölbte Aussackung in die Herzblase treibt, ganz abgesehen davon, daß bei *B. carnosus* zum Teil durch eine dorsale Rinne des Eicheldarmes, in ähnlicher Weise wie bei *Gl. minutus*, der Blutraum noch vergrößert wird. Ob eine so ausgeprägte Zweighöhle des zentralen Blutraumes in der Herzblase bei starker Füllung gebildet werden kann, läßt sich natürlich nicht entscheiden, jedoch würde sie dann nicht so in sich abgeschlossen und relativ selbständig werden, wie sie von Harrimaniiden und *B. australiensis* bekannt geworden ist.

Die mesenchymatische Schicht des Zentralblutraumes ist äußerst



dicht und bildet ein dickes Epithel. Auf Querschnitten lassen sich in dieser Zellenlage feine rillenartige Faltungen der Membran der Herzblase beobachten, die derartig scharf ausgearbeitet sind, daß man bei ihrem streng regelmäßigen, parallelen Verlauf leicht der Täuschung unterworfen ist, sie für Muskelfasern zu halten. Bezeichnenderweise hat schon SPENGEL bei der Beschreibung des *B. clavigerus* auf diese feinen Längsfalten hingewiesen.

Vergleicht man Querschnitte durch die Herzblase des *B. numeensis* mit entsprechenden Schnitten von *B. clavigerus*, so ergibt sich eine bedeutende Differenz in den Größenverhältnissen der basalen Organe. So ist bei *B. clavigerus* der dorsoventrale Durchmesser der Herzblase winzig dem des Eicheldarmes gegenüber. Der starke, dorsoventral besonders ausgedehnte Eicheldarm nimmt dort fast den ganzen Raum des Eichelstieles ein und weicht so ganz beträchtlich ab von dem schwachen Divertikel und der relativ mächtigen, ihn umgreifenden Herzblase der neuen Art. Von rudimentären Herzohren (SPENGEL), den zwei vorderen blinden Taschen, die WILLEY bei *Gl. ruficollis* gefunden und deren Vorhandensein KUWANO auch in der Gattung *Balanoglossus* bei *B. misakiensis* nachgewiesen hat, ist keine Spur zu finden.

#### Der Glomerulus (Taf. 28 Fig. 23, 24).

Der Glomerulus hängt in seiner Form von der Gestalt der Herzblase ab. Die weitausladende Herzblase von *B. carnosus*, die an Breite den rechteckigen Eicheldarm weit übertrifft, gibt dem Glomerulus die außerordentliche Größe und Ausdehnung und läßt ihn in den vordersten Schnitten fast einen vollen Kreis beschreiben. Bei der Numea-Art ist demgemäß die Gestalt des Glomerulus mehr dorsoventral gestreckt. Die radiär verlaufenden Gefäße erreichen in der Mitte der Herzblase nur geringe Länge, die sie im hinteren Teil, an dem die Anzahl der Glomerulusgefäße dafür geringer ist, vergrößern. Bei der an und für sich schon geringen Zahl dieser von der äußeren Peripherie der Herzblase ausgehenden Gefäße und ihrer geringen Größe ergibt es sich, daß der Glomerulus eine untergeordnete Bedeutung in dem Komplex der Organe hat. Er nähert sich in dieser Beziehung dem kleinen Excretionsorgan von *B. apertus*. Im Gegensatz zu dem von *B. australiensis* und *B. aurantiacus* erstreckt es sich nur über die Herzblase selbst, nicht aber über den Eicheldarm, den die ventralen Glomeruluszweige, die zugleich die längsten des Organs sind, flankieren. An der vorderen Spitze der

Herzblase wird sie auch dorsal vom Glomerulus umkränzt, jedoch verschieben sich seine dorsalen Grenzen auf dem größten Teil des Pericards auf etwa zwei Drittel der dorsoventralen Höhe der Herzblase, bis sie gegen Ende derselben auf ihre Basis herabsinken. Die Struktur des Glomerulus stimmt mit der Schilderung des Organs überein, die SPENGL bei *Gl. minutus* gegeben hat. Der Zentralkomplex, besonders aber der Glomerulus, ist mit einer Schicht des splanchnischen Gewebes überwuchert, die die einbettenden Gewebsmassen, welche HILL bei *B. australiensis* abgebildet hat, im Verhältnis zur Höhe der Glomerulusgefäße, übertrifft und sich am besten vergleichen läßt mit dem von SPENGL bei *Gl. sarniensis* angeprochenen Umstand, nur daß die Schicht zum Unterschied von *Gl. sarniensis* über dem Eicheldarm plötzlich zu einer dünnen Zellenlage abfällt. Nur im hinteren Teil der Herzblase, wo diese etwa die Stärke des Divertikels hat oder ihm wenig nachsteht, überzieht sie der Glomerulus nicht mehr. Demzufolge ist auch die splanchnische Schicht auf ihr sehr reduziert, wohingegen das spongiöse Gewebe jetzt auf dem Eicheldarm zu zwei dicken, lateralen Polstern angeschwollen ist, die ihn nach hinten begleiten. Diese sehr verdickten Gewebsmassen kommen übrigens *B. carnosus* nur in beschränktem Maße zu, da sie an der Spitze des Komplexes zwar gut entwickelt, aber in der Höhe der stärksten Ausbreitung des Glomerulus stark rückgebildet sind. Nach KUWANO sind sie auch bei *B. misakiensis* vorhanden. Aus den Enden der ventralen Gefäße des Glomerulus öffnen sich die abführenden Stämme des Gefäßsystems. Auf beiden Seiten des Eicheldarmes, umhüllt von dem oben erwähnten Gewebepolster, ziehen sie caudalwärts, durchbrechen als schräge, spaltartige Öffnungen das chondroide Gewebe (Taf. 28 Fig. 26) und wenden sich schließlich in normaler Weise nach der Ventralseite um.

Als Anhang der Beschreibung der Eichel erwähne ich noch, daß ich ein sehr kleines Distomum fand, das im Gewebe des somatischen Blattes eingelagert war und erst aus wenigen Zellen bestand.

### Der Kragen.

Der Kragen ist fast der auffallendste und charakteristischste Körperteil der neuen Art. In seiner Epidermis findet sich wieder die allgemein zutreffende zonenweise Verschiedenheit der Epithelzellen, nur daß die Zonen und ihre Grenzen hier nicht so deutlich zutage treten, wie es bei *Gl. minutus* geschieht. Die erste, vorderste

Region ist, wie bei *B. australiensis*, die größte aller Zonen, da gerade sie bei der außerordentlichen Verlängerung des Kragens am meisten beteiligt ist. Die zweite Region, deren Breite an zweiter Stelle zu stehen kommt, ist von verhältnismäßig größerer Ausdehnung als bei *B. australiensis*, erscheint aber nicht scharf abgegrenzt, sowohl nach vorn wie nach hinten, was damit zusammenhängt, daß auch die Ringfurche, die gerade mit dem differenzierten Drüsenepithel besetzt ist, nicht so genau abgemessen ist, sondern auch eine gewisse Verbreiterung erfahren hat. Die Zellen dieser Region weichen auch in der Höhe sehr ab von denen des ersten Ringes, da sie allmählich, besonders dorsal, fast 3mal so lang werden können wie die der ersten Zone, während ventral ihre Schwankungen gemäßigter sind. Die dritte Zone, noch schmaler als die zweite, enthält besonders jene distal mit Hämatoxylin sich färbenden Drüsenzellen. Die Zellen sind etwas höher als die der ersten Region und bilden den Übergang zu den wieder niedrigen Zellen der vierten Zone, die, nur die Ringfurche austapezierend, kurz sein müssen. Anders als bei *Gl. minutus*, *B. clavigerus* und *B. australiensis* ist die letzte Zone gestaltet (bei einem Vergleich mit *B. carnosus* macht sich der Mangel einer Sagittalschnittserie von dieser Art sehr fühlbar). Hier hat sich ein typischer, scharf konturierter Ringwulst abgehoben, dessen Zellen besonders dorsal auf der Wulsthöhe am längsten sind. Was die Zellenbekleidung des hinteren Ringwulstes des Kragens betrifft, die nach SPENGLER'S Nomenklatur der Zonen mit „Hinterzone“ zu bezeichnen ist, so fehlen „grob-alveoläre Drüsenzellen“ vollständig. Die feinalveolären Drüsenzellen, deren peripheres, birnförmiges Ende in Hämatoxylin sich färbt, sind spärlich auf der dorsalen, aber in bedeutend größerer Zahl vorhanden als ventral, wo hauptsächlich undifferenzierte Stützzellen von beträchtlicher Höhe zu finden sind. Im dorsalen Teil sind außerdem sehr schlanke Drüsenzellen vorhanden, die in ihrem die ganze Epidermis durchsetzenden Verlauf eine gleichmäßige Füllung bewahren. Ihr Inhalt ist außerordentlich fein granuliert.

Die Muskulatur. Sie hält sich in den Grenzen, die nach SPENGLER'S Untersuchung für *Gl. minutus* gelten. Die Unterschiede rühren daher, wie SPENGLER treffend in der „Speziellen Morphologie“ bemerkt, „fast ausschliesslich von ungleicher Ausbildung der einzelnen Schichten her, während diese selbst nach den gleichen Grundzügen überall wiederkehren“. Eine periphere Längsmuskelschicht bildet einen dichten Zylinder unter der Basalmembran, trennt sich im



hinteren Teil, nach und nach in einzelne Strähnen aufgelöst, von der Wand und durchkreuzt das hintere Cölom mit vielen Fasern, die dann an der Membran der hinteren Cölomwand und an der Scheidewand des Kragen- und des Rumpfcöloms ihren Anheftungspunkt gemeinsam mit der inneren Längsmuskulatur finden. So kommt es, daß man auf Querschnitten durch die hintere Region des Kragens eine merkwürdig dicke Innenmuskulaturetschicht vorfindet, während die Muskulatur der äußeren Wand zu einer dünnen Lage zusammengeschmolzen ist. Für die Ringmuskulatur trifft SPENGLER'S Beschreibung von *B. clavigerus* zu, ebenso HILL'S Schilderung: „Internal to these there is a layer of circular fibres which terminate at the beginning of the second epidermal zone“ (HILL, 1894, p. 19). Auch die fächerförmige Anordnung der Muskeln, die vom Eichel-skelet ausstrahlen, teils längs des dorsalen Kragenrandes nach vorn ziehen, teils die Mundhöhle umspannen, fand ich in typischem Verlauf. Auch hier dringen diese Muskelringe auf der Ventralseite am meisten nach vorn und kommen ventral in einer weit vor ihrer Ansatzstelle am Skelet liegenden Querschnittshöhe zum Vorschein. Einen Unterschied in der Längsmuskulatur von anderen Arten möchte ich noch erwähnen. Bei *B. clavigerus* ist die innere Längsmuskelschicht des Kragens weit schwächer als bei *B. numeensis*, auf der Rückenseite bildet sie dorsal vom Kragenmark nur eine einzige Lage dünner Muskelfasern. *B. numeensis* besitzt, gemäß der ungleich wichtigeren Rolle des Kragens, eine so kräftige, innere Längsmuskulatur, daß sie sogar über dem Kragenmark in starker Schicht den Ring schließt. Dieselben Verhältnisse finden sich auch bei *B. carnosus* wenigstens im vorderen Teil des Kragens, während auf den hintersten Schnitten die Fasern sich von der inneren Wand entfernt haben, so daß eine Entscheidung auf Grund der Querschnitte sich nicht sicher treffen läßt, ob sie der inneren Längsmuskulatur oder dem kreuzenden System angehören. Der vordere Rand des Kragens ist mit einem die Muskelfasern umhüllenden Bindegewebe erfüllt, das besonders die Fasern der Radiärmuskeln umscheidet. In diesem Teil des Kragens beginnt die innere Längsmuskulaturetschicht, die weiter hinten einen Zylinder mit dicht aneinanderliegenden Fasern darstellt, sich aufzulockern, und sie zerfasert sich in dem vordersten Raum derart, daß eine bestimmte Schicht als solche nicht mehr festzustellen ist.

Was die Fortsetzung der Rumpfcölome in den Kragen betrifft, so schließen die Perihämbträume in ähnlicher Weise wie bei *B.*

*australiensis*, *B. misakiensis*, *B. apertus* die ventrale Hälfte des Kragenmarkes ein, dagegen ist der Unterschied in der Form des Querschnitts der Perihämalräume von *B. carnosus* ziemlich erheblich. Bei dieser Art fand ich den Komplex der Perihämalräume und des Kragenmarkes als einen fast zylindrischen Stab, dessen beide Bestandteile mittels dreier Furchen, einer medialen kleineren und zweier lateralen größeren (KUWANO erwähnt Ähnliches bei *B. misakiensis*), fest aufeinander gekittet sind, wobei die Perihämalräume mehr als halbwegs das Kragenmark umspannen. Bei *B. numeensis* sind beide Organe relativ größer und ganz flach ausgebreitet. Sie bestehen fast durchweg aus dorsaler Muskulatur, die aus Muskelfasern von sehr verschiedener Stärke zusammengesetzt ist. Die ventrale Muskulatur, die bei manchen Arten, etwa wie bei *B. australiensis* und *B. clavigerus*, eine vollständige Schicht dünner Muskelfasern an der ganzen Ventralwand bildet, scheint bei anderen Arten mehr und mehr reduziert zu werden. *B. apertus* läßt nach den die Muskeln berücksichtigenden Abbildungen SPENGLER'S eine Verminderung der Faserzahl und eine Verdrängung der Fasern nach der Mittelebene erkennen. (Nach SPENGLER'S Abbildung ist dies auch für *B. clavigerus* geltend, doch war bei dem abgebildeten Exemplar die peripharyngeale Ringmuskulatur sehr kontraktiert, so daß die Verschiebung der Fasern durch den Zustand des Tieres bedingt ist.) *B. aurantiacus* zeigt sie als ein winziges Häuflein dünner Fibrillen, die neben dem ventralen Ende des Blutgefäßes kümmerlich bestehen. *B. numeensis* gleicht ihm in dem Verhalten der Fibrillen, die hier jedoch sich auf einer kleinen Fläche ausbreiten, aber außerordentlich dünn und fein sind. Der Verlauf und die Anordnung der Fasern bei *B. carnosus* stimmt mit dem Befund bei seinem nächsten Verwandten überein. Außer beiden erwähnten Muskelschichten findet man Radiärfasern, die die dorsale und ventrale Wand der Perihämalräume miteinander verbinden. Im hintersten Ende des Kragens, wo die hintere Vorhöhle ihre zylindrische, blinde Röhre in den Kragen treibt, stellen die Perihämalräume breite, dünne Platten dar, die zur Bekleidung der Röhre bogenförmig gekrümmt sind. Der Peripharyngealraum reicht ventral weiter nach vorn als dorsal und gleicht ganz dem für die Ptychoderiden geltenden Typ.

Das Cölom. Bei dem einen Exemplar sind die Cölome beider Seiten fast vollständig verschmolzen, der ganze vordere Teil des Kragens bildet einen unabgeteilten Raum. Nicht einmal hinter den

Kragenwurzeln, die rein mechanisch einer Mesenterbildung günstig sind, erhebt sich eine Membranfalte. Erst ganz im hintersten Ende des Kragens, im Bereich der hinteren Epidermistasche, läßt sich ein dorsales Septum unterscheiden. Im ventralen Kragen ist vorn ebenfalls kein Mesenter vorhanden, und auch das ventrale Blutgefäß, das ein äußerst reich gefalteter, aus kubischen Zellen zusammengesetzter Sinus ist, bewirkt hier keinen Abschluß des rechten und linken Cöloms. Nur im hinteren Teil lassen sich echte Membranfalten beobachten, die die Epidermis mit dem proximalen Blutsinus verbinden und so ein Paar ventraler, hinterer Cölomtaschen schaffen. Sicherlich können die Septa stark variieren, denn das zweite untersuchte Exemplar besitzt ein sehr weit nach vorn reichendes dorsales Mesenter. So konnte HILL bei einem reichen Material von *B. australiensis* feststellen, daß „considerable variation exists in this species“, daß sogar „dorsal and ventral septa may be entirely absent, the two side halves of the coelom then standing, as in *Balanoglossus kuppferi* according to SPENGEL, in open communication“ (HILL, 1894, p. 21). Ein eigentlicher Hohlraum, der nur von Radiärmuskeln durchzogen wird, tritt innerhalb der zweiten und dritten Epidermiszone auf. Im ventralen Cölom fand ich eine Menge großer, runder Zellen, die besonders die Nähe des ventralen Sinus bevorzugten. Die Struktur ihres reichlichen Plasmas ist locker, schwammig und leicht verletzlich, und ihre Färbbarkeit ist verschieden von der der umgebenden Bindegewebs- und Muskelzellen. Diese haben sich mit Fuchsin geradezu imprägniert, die Flottierzellen aber nahmen nur das Blau des Hämatoxylin auf. Es dürften Haplosporidien (CAULLERY u. MESNIL) sein.

Was die Kragenpforten angeht, so findet eine Abweichung von dem Schema derselben nicht statt. Kleine Unterschiede in der Lage und Richtung sind alles, was sich von diesen oft und genau untersuchten Organen berichten läßt. Bei *B. numeensis* stülpen sie sich in etwa 45° nach der Dorsalseite geneigter Richtung in die Kragenhöhle und kommunizieren mit ihr durch eine weite, dorsalwärts gewandte Öffnung. Auf Querschnitten ergeben sie das charakteristische Bild der Pforten von *B. clavigerus*. In weiter hinten gelegenen Schnitten sieht man die ventrale Wand zuerst endigen, da die Pforte sich nicht direkt von vorn in die Taschen der Kiemen öffnet, sondern schief vom Rücken her. Daher kann man noch lange die dorsalen Falten, deren seitliche



Fortsetzung jetzt aber vollständig ausgebreitet ist und zu der Wand der Kiementasche gehört, in der Kiementasche verfolgen.

### Das Kragenmark.

Auch *B. numeensis* weist, wie *B. carnosus*, eine vordere Vorhöhle auf. Sie ist bei den beiden untersuchten Exemplaren etwas verschieden ausgebildet. In dem einen trifft sie direkt auf das vordere Ende des Kragenmarks, in dem anderen ist eine kleine Modifikation eingetreten. Wie aus dem medialen Sagittalschnitt zu ersehen ist, liegt der tiefste Punkt der Epidermistasche nicht vor, sondern etwas ventral vom Mark, was auf eine Einknickung des Eichelhalses zurückzuführen ist, die jedoch nicht künstlich zu sein braucht. Die Nervenfaserschicht des Kragenmarks geht daher in die nervöse Schicht des Eichelhalses über, indem sie sich ventralwärts nach hinten wendet und die Tasche umgeht. Die hintere Vorhöhle dringt etwa ein Drittel der Länge des Kragenmarkes in den Kragen ein und stellt wie immer einen Hohlraum dar, an dessen Ventralseite der dorsale Nervenstamm hinzieht.

Um eine Möglichkeit des Vergleichs zu geben, sei es gestattet, auch hier wieder auf *B. clavigerus* zurückzugreifen und die Beziehung der Epidermistasche zum Kragenmark bei dieser Art zu schildern, da mir besser gestreckte und erhaltene Exemplare zur Verfügung stehen als seinerzeit SPENGL. Bei *B. clavigerus* verläuft das Kragenmark und seine Fortsetzung, das nervöse Gewebe des Eichelhalses, in einer Geraden bis zum Eichelporus (Taf. 29 Fig. 29). Wie sich aus Längs- und Querschnitten erkennen läßt, tangiert der hinterste Zipfel der vorderen Vorhöhle gerade das Ende des Kragenmarks an dessen dorsaler Seite. Die Tasche ist reich an Drüsenzellen, und ihre ventrale Wand wird von Zellen gebildet, die einen eigenartigen Verlauf haben. Da der Zipfel nicht wie in dem von SPENGL beschriebenen Fall bei *Sch. brasiliense* vollständig getrennt vom Kragenmark verläuft, sondern sich dem Mark dicht anlegt, so streben die Zellen, die an der Zusammensetzung der Ventralwand beteiligt sind, aus der hinteren Basis der Tasche und aus der dorsalen Wandung des Kragenmarks in einer dem Verlauf derselben parallelen Richtung nach vorn und biegen dann in kurzem Bogen dorsalwärts um.

Das Exemplar zeigt übrigens eine Erscheinung, auf die schon SPENGL in seiner Monographie hingewiesen hat. Die Markhöhlen

finden sich nämlich nicht nur im Kragenmark, sondern auch in dem freiliegenden nervösen Gewebe des Eichelhalses, was, wie schon SPENGEL in der Monographie (p. 605) angibt, „wenn auch nicht zwingend für ihre gesonderte, so doch für ihre vom Axencanal unabhängige Entstehung spricht.“

Über die Gestalt des Querschnitts des Kragenmarks habe ich schon einiges bei der Besprechung der Perihämalräume gesagt. Auch hier will ich von *B. clavigerus* ausgehen. Sein Kragenmark läßt sich in der Mitte des Kragens ansehen als eine regelmäßige, dicke oder dünne Platte, deren seitliche Ränder etwas aufgewulstet sind. An dem reichen mir zur Verfügung stehenden Material konnte ich die Verschiedenheiten der Form des Kragenmarks bei verschiedenen Kontraktionszuständen vergleichen. So zeigten die unbetäubt fixierten Exemplare aus Neapel jene eigentümliche Kompaktheit des Kragenmarkes und jene drei Riefen längs der dorsalen Wand der Perihämalräume, wodurch eine innige Berührung mit dem Kragenmark zustande kommt. Wahrscheinlich ist diese Form auf die Kontraktion der Ringfasern des Peripharyngealraumes zurückzuführen, denn in langgestreckten, unkontrahierten Exemplaren aus Triest hatte das Kragenmark die Gestalt einer breiten, dünnen Platte. Einen gewissen Gradmesser der Kontraktion geben die Wellen und Falten des Darmepithels ab, die besonders in dem von SPENGEL in seiner Monographie abgebildeten Exemplar ausgeprägt sind.

Das gut ausgestreckte Exemplar der Numea-Art steht in der Gestalt des Kragenmarks zwischen den beiden eben beschriebenen Zuständen. Die Ventralwand ist leicht geschweift, hat in der Mitte die immer sich vorfindende Rinne und ist als Ganzes ziemlich flach und nach der Seite zugeschärft. In seinem Gewebe finden sich zahlreiche Markhöhlen, die meist sehr klein sind und in deren Anordnung ich keine Regelmäßigkeit bemerken kann. Die Nervenfasern sind auf beiden Seiten der Medianen in stärkster Schichtdicke gelagert, wenn man einen firstartigen Vorsprung dieser Lage ausnimmt, der bis zur Mitte der Höhe des Kragenmarks reicht.

Die Wurzeln des Kragenmarks (Taf. 28 Fig. 22). In seiner „Speziellen Morphologie“ schreibt SPENGEL von ihnen (p. 610): „Was sodann ihre Zahl betrifft, so habe ich gefunden, dass dieselbe nicht nur bei verschiedenen Arten, sondern auch innerhalb einer solchen individuellen Schwankungen unterliegt.“ So fand auch ich in dem einen Fall zwei, in dem anderen drei vollständig ausgebildete Wurzeln. Ich will sie

nacheinander beschreiben. In dem in Sagittalschnitte zerlegten Exemplar, das nur zwei Wurzeln besitzt, erhebt sich in der Mitte zwischen dem vorderen Ende des Kragenmarks und dem vorderen Ende der hinteren Vorhöhle eine außerordentlich starke Wurzel, die an Durchmesser der dorsoventralen Höhe des Marks nur wenig nachsteht. Sie zieht schräg nach hinten zur Epidermis, wo sie pilzförmig anschwillt und einen kurzen intraepidermalen Kanal enthält. Da die Erhaltung des Gewebes dieser Wurzel sehr schlecht ist, kann ich über ihren Hohlraum nichts sagen, andererseits konnte ich jedoch in der Epidermis den überaus kurzen Epidermalkanal deutlich erkennen. Er läuft übrigens nicht in der Längsrichtung des Tieres wie bei *B. carnosus*, sondern erstreckt sich quer zu ihr. Die hintere Wurzel ist weit schwächer, läuft ebenfalls nach hinten geneigt zur Epidermis, nicht gradewegs wie die erste Wurzel, sondern mit seitlicher Ausbiegung in ihrer Mitte, doch so, daß ihr Anfang und Ende auf den gleichen Sagittalschnitt zu liegen kommen. Das pilzförmig geschwollene Ende in der Epidermis ist auch kleiner als das des vorderen. Der winzige Intraepidermalkanal wird durch zwei bis drei feine Poren repräsentiert, deren Lumina man auf dem Sagittalschnitt erkennen kann. Von den drei Wurzeln des anderen Individuums ist die erste stark entwickelt, hält sich in ihrer ganzen Länge in einem Querschnitt und trägt in der Epidermis eine kolbenförmige Verdickung, in der ein Hohlraum konstatiert werden kann. Der Intraepidermalkanal ist auf ein Bläschen beschränkt. Ein feines Lumen durchzieht die Wurzel, wenigstens glaube ich, daß die verschiedenen angeschnittenen, feinen Hohlräume einem stetigen, etwas gewundenen Kanal angehören. Dieser ist mit einer stark lichtbrechenden, glashellen Masse erfüllt und läßt sich noch eine kleine Strecke in das Kragenmark hinein verfolgen. Wenige Schnitte nach hinten folgt die zweite Wurzel, deren Verlauf und Lumen mit dem der ersten übereinstimmt, nur daß ihr Intraepidermalkanal noch mehr reduziert ist und kaum als winziges Löchlein in der Epidermis erkennbar ist. An Mächtigkeit steht diese Wurzel der ersten nach, ist aber als ein vom Kragenmark selbständiger Kanal durch einige Schnitte nach hinten zu verfolgen. Die dritte Wurzel ist sehr breit und kurz, genau senkrecht zum Mark. Sie hat das charakteristische Lumen und einen ganz unbedeutenden Intraepidermalkanal.

Es ist auffallend, daß gerade für *B. carnosus* und *B. numeensis* allein die Existenz eines intraepithelialen Kanals der Kragen-



wurzeln nachgewiesen werden konnte. Vielleicht kann man darin eine Stütze für ihre nahe Verwandtschaft erblicken.

### Der Rumpf.

Unter der Epidermis befindet sich eine einschichtige Ringmuskulatur, wie auch bei *B. australiensis*. Darunter liegt die sehr starke Längsmuskulatur, die lateral bis dorsolateral ihre größte Schichtdicke erreicht, während sie ventral- und dorsalwärts abfällt. Solange jedoch keine Gonaden die Pleuren erfüllen, und dies ist in dem vordersten Teil der Kiemenregion der Fall, reicht sie mit gleicher Stärke in die Genitalflügel hinein und nimmt fast deren ganzen Querdurchmesser ein. Nur im distalsten Rand der Pleure reduziert sie sich beträchtlich und läßt dem Cölom Raum, das, nur von einzelnen Fasern des Radiärmuskelsystems durchzogen, die mächtige äußere Schicht von der dünnen Innenmuskulatur der Pleuren trennt. In diesem distalen Rand treten, wie bei *B. carnosus*, nie Gonaden auf. Doch ist dieser gonadenfreie Rand der Pleuren von dem des *B. carnosus* bezüglich der Muskulatur deutlich unterschieden. Natürlich sind die Verhältnisse nicht ganz die gleichen, wenn man den vorderen oder den hinteren Teil der Branchiogenitalregion einer Prüfung unterzieht, aber man kann sagen, daß bei *B. carnosus* die ziemlich kräftige Innenmuskulatur der Pleure vor dem distalen Rand auf eine einschichtige Lage sehr dünn gesäter Fasern abfällt, so daß man glauben könnte, sie setze vollständig aus, dann aber in langsam sich verdickender Schicht um den Rand herum zieht und in die äußerst starke Außenschicht übergeht. Bei *B. numecensis* ist ein solcher rascher Absturz der Innenlage nicht zu konstatieren. Sie ist vielmehr schon von der Submedianlinie an lateralwärts außerordentlich dünn, und dies um so mehr, je weiter man dem Hinterende sich nähert, so daß man ihre spärlichen Fasern leicht übersehen kann. In der vorderen Region wird sie gegen den Pleurenrand kräftiger und geht gleichmäßig in die äußere Muskulatur über. Proximal von der Submedianlinie schwillt die Längsmuskulatur zu einer kräftigen Schicht an, die an der Übergangsstelle der Pleure in den Rumpf ihr Maximum hat. Dicht daneben kommt der Kiemenporus zu liegen, also fast an die Spitze des Winkels zwischen Genitalflügel und der dorsalen Körperfläche. In der Region, in die die Dorsalkammern noch eintreten, sieht man ihre Muskulatur, von dem Lateralseptum umgeben, als zylindrischen Strang unter der Submedianlinie verlaufen, der sich aus der

umgebenden, dünnen Längsmuskulatur in sehr auffälliger Weise, wie es auch für *B. carnosus* gilt, heraushebt.

Der Darm ist in etwa gleiche Hälften, den Kiemendarm und den Ösophagus, geteilt, deren Raumverhältnis im hinteren Ende der Kiemenregion sich zuungunsten des Kiemendarmes verschiebt. Ich fand ihn ventral durchweg weit auseinanderklaffend, was ja nicht der natürliche Zustand zu sein braucht, obwohl die Parabronchialwülste sehr schwach und nicht so charakteristisch entwickelt waren wie etwa bei *B. carnosus*.

Die Kiemen, denen ich des kläglichen Zustandes der Kiemenepithelien wegen nur einige Worte widmen kann, sind weniger stark gekrümmt als die von *B. carnosus* und *B. clavigerus*. Ihre Kiementaschen sind mit „ventralen Blindsäcken“ versehen, die mit denen von *B. carnosus* übereinstimmen. Nach dem Bildungsherd der Kiemen zu werden diese Ventralcöca kürzer und verschwinden gänzlich, da die Kiementaschen selbst zu dem kleinen Raum zwischen Zunge und Porus zusammengeschrunpft sind. Der erste Kiemenporus mündet in die hintere Vorhöhle des Kragens. Diese bemerkenswerte Tatsache, die auch von *B. carnosus* bekannt ist, findet WILLEY von außerordentlicher Wichtigkeit, da hier in entsprechender Weise wie beim „anterior trematic complex“ eine enge Beziehung des „cerebralen“ Teils des Nervensystems mit dem Eichelporus eine solche mit dem Kiemenporus und durch ihn mit den Kragenpforten bestände. Durchaus unannehmbar finde ich WILLEY's Folgerung, jene Hypothese: „that the association of posterior neupore and blastopore which generally leads to the formation of a neurenteric canal is the posterior trematic complex of the embryos of vertebrata“ (WILLEY, 1902, p. 320). Selbstverständlich entstünde ein neurenterischer Kanal, wenn man annehmen wollte, daß der dorsale Nerv auch hinter dem Kragenmark sich einsenkte oder abgeschlossen würde „by the fusion of the medullary folds“, aber nichts berechtigt tatsächlich diese so ins Einzelne gehende Homologisierung.

Die Synaptikelzahl der Kiemen schwankt beträchtlich; ich schätze den Durchschnitt bei den Kiemen der vorderen Region auf 15—18.

Der Postbranchialdarm. Nach meinen Ausführungen über den Postbranchialdarm und dessen Blutgefäßsystem bei anderen Ptychoderiden wird es nicht mehr zweifelhaft sein, daß die Untersuchung des Postbranchialdarmes als unterscheidendes Merkmal der

Arten wenig praktischen Wert hat. Ich muß von vornherein erwarten, daß bei den vorliegenden, verhältnismäßig jungen Exemplaren der neuen Art die Ausbildung dieses Körperteils noch unfertig und nicht so charakteristisch ist wie in alten Tieren. Der postbranchiale Darm dürfte dem des von mir untersuchten kleineren Exemplars von *B. carnosus* am nächsten stehen.

Einige 50 Schnitte vor dem Ende der Kiemenregion haben die Dorsalfelder der Muskulatur noch die Dicke der die Kiemenfurche auskleidenden Muskelschicht. Sie bleiben überhaupt in ihrem ganzen Verlauf dünner und verhältnismäßig breiter als die dicken, plumpen Muskelplatten von *B. carnosus*. Entsprechend ihrer weiten Ausdehnung und horizontalen Lage hat auch der Kiemendarm eine größere Querausdehnung als bei der anderen Art, ohne aber dessen dorsoventrale Tiefe und seine Geschlossenheit zu erreichen. Demgemäß haben die Kiemen eine stärkere Biegung als weiter vorn, sie sind schließlich am hintersten Ende fast zu Halbkreisen geworden und werden durch die eigentlich nur in diesem Teil der Region gut ausgebildeten Parabranchialwülste vollständig vom Ösophagus abgeschlossen. Die Kiemen werden in den folgenden Schnitten rasch kleiner, die Form des Kiemendarms bleibt dabei erhalten, nur wird seine Ventralseite, die die Kiemenenden nicht mehr erreichen, von einem dicken Epithel eingenommen. Die kürzer werdenden Kiemenzungen, die kurz und gedrungen fast die ganze Kiementasche erfüllen, enthalten kräftige, sehr breite und gebogene Zungenzinken. Mit ihrer Verkürzung geht eine Verschmälerung und hiermit natürlich eine Verdickung der dorsalen Muskelplatten Hand in Hand, wodurch wiederum der Eindruck eines medialen Kiels hervorgerufen wird. Wie bei *B. carnosus* und *B. clavigerus* haben sich schon die dorsolateralen Darmfalten erhoben, allerdings vorerst nur mit ihrem äußersten Rand. Während noch im Teil des Kiemendarms kleine Kiemen gebildet werden, hat nun durch den Wegfall der Parabranchialwülste und durch den Übergang zu einem mehr rechteckigen Lumen sein ventraler Teil die Gestalt und die Struktur einer dorsalen Rinne angenommen. Im übrigen folgen die einzelnen Erscheinungen wie bei den oben beschriebenen Formen. Divertikel werden überhaupt nicht abgezweigt. Auch das Lateralseptum verhält sich normal. Nur 7—10 Schnitte hinter dem letzten Kiemenporus, also eine im Vergleich mit anderen *Balanoglossus*-Arten sehr geringe Entfernung bei einem sehr schön ausgestrecktem Exemplar, zweigen die lateralen Gefäßcommissuren ab (die beiden Commissuren entstehen nicht ganz an gleicher Stelle) (Taf. 27,



Fig. 27). Sie haben der schwach gewölbten Decke der dorsalen Rinne wegen einen nur wenig geneigten Verlauf und vereinigen sich direkt mit dem dorsalen Blutgefäß. Die beiden Seitenverbindungen ziehen dabei der Membran des Postbranchialdarmes parallel und haben vollständige Selbständigkeit gewonnen. Nach der Abzweigung der Commissuren verändern die Lateralsepten einige Schnitte weiter nach hinten ihren Ort nicht; sie sind noch straff gespannt zwischen der lateralen Darmfalte oder einer ihrer Tochterfalten und dem Postbranchialdarm, mitten an dessen Seitenwand sie sich anheften. Merkwürdigerweise führen sie jedoch noch Seitengefäße, zwar unregelmäßig auf beiden Seiten, auf der einen als einheitliches, großes Gefäß von dem Durchmesser des Lateralstammes vor der Commissur, auf der anderen in eine Anzahl kleinerer Stämme geteilt, als ob eine Abspaltung durch die Seitenverbindungen gar nicht stattgefunden hätte. Verfolgen wir die Serie weiter nach hinten, so sehen wir die dorsale Rinne, die den Postbranchialdarm repräsentiert, flach und flacher werden, bis schließlich das Lateralseptum mit ihrer Membran zusammenfällt, aber trotzdem sein Gefäß weiterführt. Es besteht immer noch auf der einen Seite aus mehreren kleinen Stämmchen, auf der anderen aus einem einheitlichen Gefäß, das fast zu einem selbständigen Stamm abgeschnürt ist. 22 Schnitte hinter der Einmündung der Lateralcommissuren erfolgt gleichzeitig die der beiden „Restgefäße“ in das dorsale Mesenterium, denn auch die kleinen Gefäße der einen Seite haben sich zu einem Stamm vereinigt. Ich lege dieser Erscheinung wenig Wert bei, da sie ein mehr zufälliges Verhalten darstellt, das bei der Natur der Enteropneustengefäße auch an jedem anderen Stück eintreten könnte. Die einzige Bedeutung dieses Falles beruht darin, daß er uns den Weg zeigt, auf dem die Entstehung der Lateralcommissuren vermutlich vor sich gegangen ist. Bei einem Exemplar von *B. clavigerus* fand ich eine solche sekundäre Verbindung, schwach angedeutet, ebenfalls vor.

Die Gonaden. Zirka 0,45 mm hinter der Einmündung der Kragenpforte in die erste Kiementasche zeigen sich im linken, etwa 0,15 mm weiter nach hinten im rechten Genitalflügel die ersten Gonaden. Ihre Erhaltung war außerordentlich schlecht, so daß eine histologische Untersuchung unmöglich war. Die Anordnung der Gonaden erinnerte an das unreife Exemplar von *B. carnosus*, das WILLEY beschrieb: „In immature specimens the medial and lateral branches of the gonads, in the posterior branchial and genital

region, abut simply on the lateral or gonaducal line as shown in fig. 23 tab. 30.“ Doch sind in Stücken der neuen Art die Gonaden vollständig reif. Es sind weder sekundäre Gonaden noch akzesorische Poren vorhanden, und es wäre nach dem Beispiel des jungen *B. carnosus* nicht auszuschließen, daß sich bei weiterem Wachstum sekundäre Gonaden mit den zugehörigen Pori einstellen würden. Die Gonadengruppierung selbst folgt demselben Plan, der für *B. australiensis* und *B. clavigerus* gilt. Es sind drei Äste vorhanden, ein dorsolateraler, der allein im Genitalflügel sich ausdehnt, ein ventrolateraler und ein die Dorsalkammer erfüllender mediodorsaler Ast. Doch weist diese Gonadengruppe nicht jene mehr oder weniger reiche Verästelung der drei Zweige auf, wie man es gerade bei den genannten Arten beobachten kann.

Die Leberregion. Die Leberregion von *B. numeensis* ist die für die Gattung typische: wir finden den weiten Darmkanal mit den vielen Falten wieder, deren Beziehungen zu den Lebersäckchen, Wimperfurchen und Epidermiswülsten für *Pt. flava caledoniensis* von SPENGLER in so eingehender Weise auseinandergesetzt worden sind, und die dünne Längsmuskulatur, deren Stärke ventral und lateral ihr Maximum erreicht, dorsalwärts aber rasch abnimmt. Die Längsmuskelschicht reicht bis zur Ansatzstelle der Lebersäckchen, während medial von dieser, zu beiden Seiten des dorsalen Gefäßes, die vorher breite Muskulatur der Dorsalfelder zu einem sehr dünnen Bündel reduziert ist. Diese verschmälerten Dorsalfelder haben die Höhe des dorsalen Mesenters, das nur aus dem Hauptgefäß besteht. Dicht neben ihnen entspringen die Lebersäcke. Diese ähneln denen von *B. carnosus* sehr, stehen ihnen natürlich an Größe nach, obwohl der Größenunterschied nicht derartig ist, wie man ihn gemäß der sonstigen Massenverhältnisse beider Arten erwarten sollte. Ihre Knickung ist nicht so scharf, das laterale Ende des Hakens nicht kreisförmig abgerundet, sondern mehr spitz, sie scheinen ihnen sehr ähnlich, ohne ganz so eigentümlich zu sein. Bei den mir zu Gebote stehenden Präparaten konnte ich jene eigenartige, bei *B. carnosus* beschriebene histologische Zusammensetzung des Epithels nicht wiederfinden. Seine Zellen enthalten eine Füllung feiner Körnchen und erweitern sich an ihrem dem Lumen des Lebersäckchens zugekehrten Ende, indem sie ein überall gleichmäßig ausgebildetes Excretbläschen entstehen lassen. Dieselbe Erscheinung der hellen Bläschen, die durch ihre große Zahl dem Epithel der Säckchen ein eigenartiges Gepräge verleihen und auch im Darm der

Leberregion sich nachweisen lassen, hat schon SPENGLER beobachtet. Er schreibt: „In den Zellen vermißt man auch bei übrigens guter Erhaltung oftmals die Cilien. Die Zellen sind dann gegen ihr freies Ende angeschwollen, mehr oder minder in das Darmlumen vorgequollen und haben dann nicht selten große Mengen klarer, kugliger Bläschen ausgeschieden. Es wird sich wohl um eine Einwirkung der Reagentien handeln; frisch zerzupfte Zellen zeigten mir die Cilien immer sehr deutlich“ (SPENGLER, 1903, p. 566). Auf Anschnitten des Epithels der Säckchen sieht man die überaus regelmäßigen Umrisse der Zellen die lauter gleichseitige Fünfecke bilden. Gut erhalten sind die beiden Wimperfurchen, die das typische Aussehen besitzen und in der Caudalregion noch zu beobachten sind.

### Die Caudalregion.

Schon makroskopisch läßt sich ein Überwiegen des ventralen Nervenstammes konstatieren, tatsächlich sieht man, daß ihm gegenüber der dorsale Stamm beträchtlich reduziert ist. Er verschwindet fast zwischen den aus Drüsenzellen bestehenden Epidermisinseln, die sich aus den bekannten drüsigen Epidermisstreifen abgegliedert haben. Unter ihm verläuft das klein gewordene, dorsale Blutgefäß, das den alleinigen Überrest des dorsalen Mesenters darstellt. Er wird von einigen Bindegewebszellen, die besser konturiert sind als die übrigen Zellen des Cöloms, umgeben. Nur ventral ist linkes und rechtes Cölom durch das Blutgefäß, das ein sehr kurzes Mesenter dargestellt, getrennt. Die äußere Längsmuskulatur ist sehr schwach, erfüllt nur einen winzigen Bruchteil des cölomatischen Raumes und behält auf dem ganzen Körperumfang ihre gleiche Stärke. Außerhalb dieser Schicht ist noch die dünne Ringmuskulatur vorhanden. In guter Ausbildung existiert die radiäre Muskulatur. Am meisten Interesse erregt nach den Erwartungen, die besonders von seiten WILLEY's an seine Existenz geknüpft worden sind, der ventrale Kiel, wie ihn sein Entdecker SPENGLER, oder das Pygochord, wie ihn WILLEY benannt hat. Bei *B. numeensis* ist das kurze ventrale Mesenter seiner Bildung sehr ungünstig. Der ventrale Kiel ist hier eine nur unvollkommen vom Darmepithel abgegrenzte ventrale Längsfalte, deren Zustand SPENGLER's Angabe entspricht: „dass ein successives Hervortreten der Substanz des „Pygochords“ aus dem Darmepithel und ein Abschluss der fertig gebildeten Stücke durch die Grenzmembran stattfindet . . .“ (SPENGLER, 1904a, p. 13).



Ein dem Darm anliegendes dorsales Gebilde findet sich in der vordersten Strecke der Caudalregion. Es ist ein zwischen Darmepithel und dorsalem Mesenterium (nur im vordersten Teil der Caudalregion findet sich ein dorsales Mesenter) eingeschaltetes Zellenpolster, das in seiner Histologie von dem Pygochord abweicht. Das mit Blut erfüllte Mesenter endigt dorsal über dem Polster, und die Blutflüssigkeit wird in vielen feinen Kanälen, die die Zwischenräume der kleinen, spindelförmigen Zellen darstellen, in die Lacunen der Darmwand überführt. Ob dieses dorsale Zellenpolster aus dem Darmepithel wie das Pygochord entsteht oder seinen Ursprung aus cölomatischen Zellen nimmt, kann ich nicht entscheiden.

### Zur Systematik der Gattung *Balanoglossus*.

Die Systematik einer so artenarmen Klasse, wie es die Enteropneusten sind, wird einer fortwährenden Reorganisation unterliegen müssen, sobald neue Arten hinzukommen. So konnte schon 1893 SPENGEL, dem wir das System verdanken, von den beiden artenreicheren Gattungen *Ptychodera* und *Balanoglossus* schreiben: „Für diese beiden liegen die Dinge nun so, dass es meines Erachtens nur eine Frage der Zeit ist, ob eine weitere Zerlegung derselben in Untergattungen, oder richtiger, eine Erhebung dieser Gattungen zum Rang von Familien eintreten soll oder nicht. Ich habe gezögert, den Schritt jetzt schon zu tun, obwohl ich nicht daran zweifle, dass er sich in kurzem als unvermeidlich erweisen wird“ (SPENGEL, 1903, p. 358). Nachdem eine Vermehrung der Arten eingetreten war, hat WILLEY in seinen „Zoological Results“ eine Synopsis der Enteropneusten gegeben, die diejenige SPENGEL's nur so weit abänderte, als es die erweiterte Kenntnis der Arten erforderte. In ihr wurden aus den Gattungen *Schizocardium* und *Glandiceps* und der neuen Gattung *Spengelia* die Familie der *Spengelidae* aufgebaut. Im übrigen wurden weitere Unterteilungen nicht gemacht. Später nahm SPENGEL zu der wichtigen Frage der Nomenklatur Stellung und stellte die anerkannte, neue Synopsis der bis dahin bekannten Enteropneusten auf, die in 3 Familien aufgeteilt wurden, deren jede sich wieder in 3 Gattungen zerlegte. Wir wollen uns hier nur mit der Gattung *Balanoglossus* beschäftigen. Die bis jetzt bekannten *Balanoglossus*-Arten sind:

1. *B. clavigerus* DELLE CHIAJE.

1a. *B. robinii* SPENGEL.

2. *B. apertus* (SPENGLER).
3. *B. australiensis* (HILL).
4. *B. gigas* FR. MÜLLER.
5. *B. carnosus* (WILLEY).
6. *B. aurantiacus* (GIRARD).
7. *B. biminiensis* (WILLEY).
8. *B. jamaicensis* (WILLEY).
9. *B. misakiensis* KUWANO.
10. *B. numeensis* n. sp.

Anmerkung: Hier wäre noch *B. occidentalis* RITTER zu erwähnen, den RITTER als eine mit *B. clavigerus* verwandte Form kurz anführt, ohne jedoch eine nähere Beschreibung zu geben. Die von GILCHRIST beschriebenen süd-afrikanischen Arten: *Ptychodera capensis*, *Pt. proliferans* und *Pt. natalensis* gehören möglicherweise auch hierher. GILCHRIST's Beschreibung ist jedoch so ungenügend, daß sich nicht einmal entscheiden läßt, ob die Arten tatsächlich der Gattung *Ptychodera* oder der Gattung *Balanoglossus* zugehören. *Balanoglossus tricoloris* (SCHMARDT) wurde von SPENGLER als eine *Ptychodera* erkannt.

Dazu käme noch nach PUNNETT's Beschreibung *B. parvulus* PUNNETT.

Vorher möchte ich kurz auf letztere Form eingehen: bis jetzt ist als das charakteristischste Merkmal der Gattung *Glossobalanus* die Existenz rudimentärer Genitalflügel erkannt worden. PUNNETT hat nun eine Form, deren Pleuren mit *Glossobalanus* verglichen verhältnismäßig groß, aber „relatively smaller than in any other member of the genus“ *Balanoglossus* waren, zu letzterer Gattung gestellt. Nun ist aber nicht eigentlich die Größe der Pleure selbst das wesentlichste, was beide Gattungen unterscheidet, vielmehr sind es die Cölovverhältnisse der Flügel, d. h. der Verlauf des Lateral-septums. Dieses ist bei beiden Gattungen so konstant und sein Verlauf so grundverschieden, daß eine Unsicherheit bezüglich der Zugehörigkeit einer Art zu einer der beiden Gattungen kaum aufkommen kann.

Bei *B. parvulus* ziehen die Lateralsepten, PUNNETT's Abbildung gemäß, direkt vom Darm zum distalsten Ende der Pleure, verhalten sich also ganz wie bei *Glossobalanus*. Demgemäß befindet sich auch die Gonadenausmündung am obersten Rand des Genitalflügels, was nie bei *Balanoglossus* vorkommt. Die Pleuren selbst gleichen auch in der äußeren Gestalt durch ihre dorsale Rundung den „rudimen-

tären“ Flügeln der *Glossobalanus*-Arten. Zweifellos ist daher der seitherige *B. parvulus* ein typischer *Glossobalanus*, der nach den Regeln der Nomenklatur als *Gl. parvulus* (PUNNETT) zu bezeichnen wäre.

Was die übrigen Arten anbetrifft, so hat WILLEY ihre Einordnung in 2 Gruppen angeregt, die sich durch den Bau ihrer Kiementaschen unterscheiden.

A. Arten, deren Kiementaschen Ventralcöca besitzen,

B. Arten mit Kiementaschen ohne Ventralcöca.

Außerdem schlug er vor, die Gonaden als spezifisches Merkmal verschiedener Gruppen anzunehmen, und schied sie in

A. Arten mit akzessorischen Gonaden,

B. Arten ohne akzessorische Gonaden.

Meiner Ansicht nach scheidet die letztere Einteilung ohne weiteres aus, da akzessorische Gonaden (richtiger sekundäre Gonaden) durchaus kein derartig eigentümliches Merkmal bedeuten, das als Einteilungsprinzip zulässig wäre, um so weniger als es bei manchen Arten erst mit zunehmendem Alter auftritt. Die erste Klassifizierung hat dagegen den Nachteil, daß einander fernstehende Formen wie *B. clavigerus* und *B. carnosus* in einer Gruppe untergebracht werden. Unter allen Umständen wird ein Kompromiß geschlossen werden müssen. Legen wir daher den Hauptwert auf die Gesamtorganisation und im besonderen auf die der Eichel und des Kragens und versuchen wir von unten aufzubauen!

Die beiden Arten *B. carnosus* und *B. numeensis* weichen von den übrigen so weit ab und nähern sich andererseits unter sich derartig, daß man beide als eine natürliche Untergruppe ohne weiteres von den übrigen trennen können. Ihre übereinstimmende Morphologie, besonders das bei beiden ausgesprochene Übergewicht des Kragens über die Eichel, große Ähnlichkeit der Eichelcölomverhältnisse, der Eichelpforte und vor allem des Eicheldarmes rechtfertigen ihre Zusammenstellung und Abtrennung. Als Typ dieser Untergruppe wird *B. carnosus* zu betrachten sein. In ähnlicher Weise kann man mit den allerdings weniger bekannten Arten *B. jamaicensis* und *B. biminensis* verfahren, die, verschieden groß, sich ebenfalls außerordentlich nahe zu stehen scheinen. Als Typ der aus diesen beiden Arten gebildeten Untergruppe betrachte ich den kleineren, besser bekannten *B. biminensis*. Beide Untergruppen bestehen also aus je einer riesigen und einer kleineren Art.

Beim Vergleich ergibt sich ein Hauptmerkmal, das den vier



Arten gleichmäßig zukommt: es ist der im Querschnitt quadratische Eicheldarm mit vier Divertikeltaschen, zwei ventralen und zwei dorsalen. Da gerade diese Form des Divertikels die übrigen Architekturverhältnisse der Eichel sehr stark beeinflusst — man denke nur an die restierenden Cölomräume —, so scheint es mir wie kein anderes Merkmal dazu geschaffen, als Einteilungsprinzip verwendet zu werden, um so mehr, als andere Qualitäten durchaus unterstützend ihm zur Seite treten. Was die Bedeutung des im Querschnitt quadratischen Eicheldarmes als Merkmal vermehrt, ist die begründete Annahme, daß die dorsalen Taschen eine ganz neue Erwerbung einer bestimmten Gruppe sind, denn sowohl bei den übrigen Angehörigen des Genus *Balanoglossus* wie bei allen sonstigen Arten der Enteropneusten findet sich nur der primitivere ventrale Blindsack. Die nach diesem Prinzip geschaffene Gruppe würde außer den Arten der beiden angeführten Untergruppen nach *B. gigas* umfassen, der, wie ich schon im Kapitel „Eicheldarm“ dargetan habe, die nämlichen Eigenschaften besitzt. Diese fünf Arten zeichnen sich durch beginnende Vorherrschaft des Kragens aus und besitzen, außer den charakteristischen Eigenschaften der Eichel, Ventralcöca der Kiementaschen. Vielleicht dürfte es sich empfehlen, in einem zukünftigen System sie zu einer Gattung zu vereinen, als deren typische Art man *B. carnosus* annehmen könnte.

Die übrigen Arten des Genus zeigen nicht die Einheitlichkeit der eben genannten Gruppe. Als gemeinsames Merkmal kommt ihnen der nur einseitig ventralwärts Taschen ausstülpende Eicheldarm zu. *B. clavigerus* und seine Unterart (oder Varietät) *B. robinii* steht durch seine ventralen Kiemenblindsäcke abseits und nähert sich hierin der Gruppe *carnosus*. Durch die eigenartige Wulstbildung der Ringmuskulatur der Eichel zeichnet er sich vor allen in dieser Hinsicht bekannten Enteropneusten aus und vertritt vielleicht eine selbständige Gruppe. Ebenso weicht *B. aurantiacus* von den übrigen Arten ab, vor allem durch die bedeutende Höhe des Divertikels, jedoch besitzt er, obwohl man ebengenannte Eigenschaft als Annäherung an die Gruppe *carnosus* auffassen könnte, keine Ventralcöca der Kiementaschen. Jetzt schon zur Aufstellung einer fertigen Systematik zu schreiten, wäre verfrüht, da ständig neue, unbekannte Arten den relativ kleinen Stock bekannter Enteropneusten ergänzen.

---

## Gegenüberstellung der Hauptmerkmale der Arten

*B. carnosus* (WILLEY) und *B. numeensis* n. sp.*B. carnosus*.*B. numeensis*.Riesige Art.<sup>1)</sup>

Kleine Art.

Eichel vom Kragen fast ganz umhüllt.

Starke Längsmuskulatur der Eichel, die in der Schnitthöhe der vorderen Herzblase als 2 dorso-laterale Muskelwülste erscheint.

Eicheldarm mit 2 ventralen und 2 dorsalen Taschen.

Herzblase sehr breit und geräumig; der zentrale Blutraum stülpt sich sehr tief in sie hinein.

Glomerulus demgemäß breit und mit seinen Gefäßen weit ausladend. In seiner Mitte und seinem hinteren Ende ist die überdeckende Splanchnothek dünn.

Das Skelet noch ziemlich stark. Der kräftige Kiel ist ventral abgerundet, bildet keinen ventralen zahnartigen Vorsprung. Seine Seitenplatten schließen einen spitzen Winkel ein und umgeben die ventrale Cölomtasche der Eichel, so daß diese in ihrem hinteren Teil eine in Skeletmasse eingeschlossene Röhre ist. Von der vorderen dicken Endscheibe streben 2 sehr kräftige, den Eicheldarm flankierende „vordere Skelethörner“ nach vorn.

Die Eichelpforte blasenartig, mit Blindsack versehen, der unsymmetrisch in einen linken

Vom Kragen vollständig eingescheidet.

Sehr schwache, fast rudimentäre Längsmuskulatur der vorderen Eichel.

Ebenso.

Herzblase schmaler, umgibt mit ihrer ventralen Fläche den dorsal sich verschmälernden Eicheldarm.

Glomerulus mit kurzen und relativ wenigen Gefäßen, von hoher Splanchnothek überlagert.

Das Skelet ist schwach, der ventrale Kiel ein flaches, nur in der Mitte eine kleine, kantenartige Erhöhung tragendes Gebilde. Seine Seitenplatten sind fast 180° gegeneinander geneigt und an ihrer ventralen Verschmelzungsstelle am dicksten. Vordere Endscheibe außerordentlich dünn, sendet keine „vorderen Skelethörner“ aus. Die ventrale Cölomtasche dringt nicht in das Skelet ein.

Die Eichelpforte eine Blase, Blindsack unter dem Kragenmark kürzer.

1) Genauere Maße sind in den Tabellen eingangs des Kapitels über *B. numeensis* angegeben.

größeren und rechten kleineren Teil zerfällt, welche Unsymmetrie auch im hinteren Teil der Blase angedeutet ist. Der Blindsack erstreckt sich unter das Kragenmark.

Eichelporus am Rande der vorderen Vorhöhle.

Kragen sehr lang, besitzt eine typische Einschnürung in der Mitte.

Vordere Vorhöhle (Epidermistasche) gut ausgebildet, direkt über dem Kragenmark.

Hintere Vorhöhle in der Verlängerung des Kragenmarks; in sie mündet der erste Kiemenporus.

Zahl der Kragenwurzeln 2—3.

Kragenpforten charakteristisch gefaltet.

Rump f. Pleuren groß mit gonadenfreiem Rand und steilem Abfall am hinteren Ende.

Kiemen gewöhnlich, Parabranchialwülste gut entwickelt.

Im Postbranchialdarm kräftige laterale Gefäßcommissuren.

Sekundäre Gonaden in einem muskelfreien Streifen lateralwärts von der Submedianlinie.

Zwischenstrecke der Genital- und Leberregion ca. 1 cm lang.

Leberregion typisch für die Gattung.

Caudalregion. Pygochord ein dünnes Band, sehr hoch.

Fundort. Bismarckarchipel, Gazelle-Halbinsel, Malediven.

Ebenso.

Kragen außerordentlich lang, hat 2 nicht sehr ausgesprochene Einschnürungen.

Ebenso.

Ebenso.

Ebenso.

Kragenpforten entsprechen dem üblichen Schema.

Ebenso.

Kiemen mit schwacher Biegung, Kiemendarm ventral offen mit sehr schwach entwickelten Parabranchialwülsten.

Postbranchialdarm ähnlich ausgebildet.

Keine sekundären Gonaden wurden angetroffen. (Ihre Abwesenheit auch an alten Exemplaren ist damit nicht erwiesen.)

Keine Zwischenstrecke.

Ebenso.

Pygochord sehr wenig entwickelt.

Neucaledonien (Numea).



### Literaturverzeichnis.

---

- ASSHETON, RICH. (1908), A new species of *Dolichoglossus*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 33, p. 517—520.
- BENHAM, W. BL. (1899), *Balanoglossus otagoensis* n. sp., in: *Quart. Journ. microsc. Sc.*, Vol. 42, p. 497—505.
- (1900), Note on the occurrence of the genus *Balanoglossus* in New Zealand Waters, in: *Trans. Proc. New Zealand Inst.*, Vol. 32, p. 9—10.
- MCBRIDE, E. W. (1898), The early development of *Amphioxus*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc.*, Vol. 40, p. 589—608, 609—612.
- BURY (1889), Studies in the embryology of Echinoderms, *ibid.*, Vol. 29, p. 45—136.
- (1896), The metamorphosis of Echinoderms, *ibid.*, Vol. 38, p. 409—449.
- CAULLERY M. et F. MESNIL (1900), Sur une nouvelle espèce de *Balanoglossus* (*B. Koehleri*) habitant les côtes de la manche, in: *CR. Soc. Biol.*, Paris, Vol. 52, p. 256—258.
- (1904), Contribution à l'étude des Entéropneustes. *Protobalanus* (n. g.) *Koehleri* CAULL. et MESN., in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 20, Anat., p. 227—256.
- CONTE et VANEY (1906), Etude sur la Notocorde, in: *Rev. Suisse Zool.*, Vol. 14.
- CORI, J. (1902), Über das Vorkommen des *Polygordius* und *Balanoglossus* (*Ptychodera*) im Triester Golf, in: *Zool. Anz.*, Vol. 25, p. 361.
- DAVIS, B. M. (1904), Studies on the ecology, morphology and speciology of the young of some Enteropneusta of Western North America, in: *Univ. California Public.*, Zool., Vol. 1, p. 171—210.
- (1908), The early life-history of *Dolichoglossus pusillus* RITTER, *ibid.*, Vol. 4, p. 187—228.

- DAWYDOFF, C. (1902), Über die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten, in: Zool. Anz., Vol. 25, p. 552—556.
- (1907a), Sur la morphologie des formations cardio-péricardiques des Entéropneustes, *ibid.*, Vol. 31, p. 352—362.
- (1907b), Sur le développement du néphridium de la trompe chez les Entéropneustes, *ibid.*, Vol. 31, p. 576—581.
- (1909), Beobachtungen über den Regenerationsprocess bei den Enteropneusten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 93.
- FRANÇOIS, PH. (1891), Choses de Nouméa, in: Arch. Zool. expér. (2). Vol. 9, p. 229—245.
- GILCHRIST, J. D. F. (1908a), New forms of the Hemichordata from South Africa, in: Trans. South African phil. Soc., Vol. 17, Part 2.
- (1908b), On two new species of Ptychodera (*P. proliferans* and *P. natalensis*), in: Ann. South African Mus., Vol. 6, Part 2.
- GRAVIER, M. CH. (1905a), Sur le Ptychodera erythraea SPENGLER, in: Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1905, p. 46—51 und Bull. Soc. philom. Paris (9), Teil 7, p. 69—74.
- (1905b), Sur un Polynoidien (*Lepidasthenia digueti* nov. sp.) commensal d'un Balanoglosse de Basse-Californie, in: Bull. Mus. Hist. nat. Paris, 1905, p. 177—181.
- HARMER, S. F. (1900), Note on the name Balanoglossus, in: Proc. Cambridge phil. Soc., Vol. 10, p. 190—191.
- (1904), Hemichordata, in: Cambridge nat. Hist., Vol. 7, p. 1—32.
- HEIDER, K. (1909), Zur Entwicklung des Balanoglossus clavigerus, in: Zool. Anz., Vol. 34, Heft 22—23.
- (1910), Spekulative zur Balanoglossus-Entwicklung, in: Biol. Ctrbl., Vol. 33, Heft 3.
- HILL, P. (1894), On a new species of Enteropneusta (*Ptychodera australiensis*) from the Coast of New South Wales, in: Proc. Linn. Soc. N. S. Wales, Vol. 10, p. 1—42.
- (1897), The Enteropneusta of Funafuti, Part 1, in: Mem. Australian Mus., Vol. 3, p. 205—210.
- (1897), Dasselbe, Part 2, *ibid.*, Vol. 3, p. 335—346.
- IKEDA, IWAJI (1908), On the swimming habit of a Japanese Enteropneust, *Glandiceps hacksii* MARION, in: Annot. zool. Japon., Vol. 6, p. 255—257.
- KLUNZINGER, C. B. (1902), Über Ptychodera erythraea SPENGLER, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. (12. Jahresversammlung), p. 195—202.
- KUWANO, HISATO (1902), On a new Enteropneust from Misaki, *Balanoglossus misakiensis* n. sp., in: Annot. zool. Japon., Vol. 4, p. 77—84.
- MASTERMAN, A. T. (1908), On the Diplochorda Part 5. Certain points in the structure of Tornaria, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 52, p. 481—493.
- MENON, H. R. (1903), Enteropneusta from Madras, *ibid.*, Vol. 47, p. 123—131.

- METCALF, MAYN. M., WILLEY on the Enteropneusta, in: Amer. Naturalist, Vol. 34, p. 123—129.
- MORGAN, T. H. (1894), The development of Balanoglossus, in: Journ. Morphol., Vol. 9, p. 1—76.
- PUNNETT, R. C. (1903), The Enteropneusta, in: Fauna Geogr. Maldive Laccadive Archip., Vol. 2, p. 631—680.
- ITTER, WM. E. (1894), On a new Balanoglossus larva from the coast of California and its possession of an endostyle, in: Zool. Anz., Vol. 17.
- (1900), Papers from the Harriman Alaska Expedition. II. Harrimania maculosa, a new genus and species of Enteropneusta from Alaska, with special regard to the character of its notochord, in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 2, p. 111—129, 130, 132 (Auszug von J. W. SPENGLER, in: Zool. Ctrbl., Jg. 8, No. 6, p. 22—23).
- (1900). New Enteropneuston (Harrimania), in: Journ. microsc. Soc., London 1901, p. 159.
- (1902), The movements of the Enteropneusta and the mechanism by which they are accomplished, in: Biol. Bull., Vol. 3, p. 255—261.
- (1902), The axial skeleton of the Enteropneusta considered from a functional point of view, in: Sc. (N. S.), Vol. 16, p. 351.
- (1902a), The structure and significance of the heart of the Enteropneusta, in: Zool. Anz., Vol. 26, p. 1—5.
- (1902b), A revised classification of the Enteropneusta, in: Amer. Natural., Vol. 36, p. 590—591.
- (1908), Recent literature on the Enteropneusta, in: Amer. Natural., Vol. 42.
- ROULE, LOUIS (1909), Etude sur les formes premières de la Notocorde, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 10, p. 447—543.
- SCHNEIDER, K. C. (1902), Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere.
- DE SELYS LONGCHAMPS, MARC (1902), Recherches sur le développement de Phoronis, in: Arch. Biol., Vol. 18, p. 495—589, 590—597.
- SPENGLER, J. W. (1893), Die Enteropneusten, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 18.
- (1901), Die Benennung der Enteropneusten-Gattungen, in: Zool. Jahrb., Vol. 15, Syst., p. 209—218.
- (1903). Neue Beiträge zur Kenntnis des Enteropneusten. I. Ptychodera flava ESCHSCH. von Laysan, ibid., Vol. 18, Anat., p. 271—326.
- (1904a), Dasselbe, II. Ptychodera flava von Funafuti (Ellice Gruppe), ibid., Vol. 20, Syst., p. 1—18.
- (1904b), Dasselbe, III. Eine neue Enteropneustenart aus dem Golf von Neapel, ibid., Vol. 20, Syst., p. 315—362.
- (1904c), Dasselbe, IV. Ptychodera erythraea, ibid., Vol. 20, Syst., p. 413—428.
- (1904d), Eine wiederaufgefundene Enteropneustenart (Balanoglossus tricollaris SCHMARDA), in: Zool. Anz., Vol. 28, p. 52—54.



- SPENGEL, J. W. (1907), Die Enteropneusten der Siboga, in: Siboga-Exp., No. 26.
- (1909), Pelagisches Vorkommen der Enteropneusten, in: Zool. Anz., Vol. 34, p. 54—59.
- STIASNY, G. (1910), Zur Kenntnis der Lebensweise von *Balanoglossus clavigerus* DELLE CHIAJE, in: Zool. Anz., Vol. 35, p. 561—565.
- TATTERSALL, W. M. (1905), Enteropneusta from the West-Coast of Ireland, in: Rep. Sea Inland Fish. Ireland 1902 und 1903, p. 210—214.
- (1905), On a new species of *Dolichoglossus*, in: Rep. 74. Mus. Brit. Assoc. Adv. Sc., p. 603—604.
- WILLEY, ARTHUR (1893), Studies on the Protochordata, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 34.
- (1894), *Amphioxus* and the ancestry of Vertebrates, in: Columb. Univ. biol. Ser., Vol. 2, 1894.
- (1898a), On *Ptychodera flava*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, p. 165—183.
- (1898b), *Spengelia*, a new genus of Enteropneusta, *ibid.*, Vol. 40, p. 623—630.
- (1899), Remark on some recent work on the Protochordata, with a condensed account of some fresh observations on the Enteropneusta, *ibid.*, Vol. 42, p. 223—244.
- (1899), Some points in the morphology of the Enteropneusta, in: Proc. Cambridge phil. Sc., Vol. 10, p. 37.
- (1899), Zoological Results, based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands and elsewhere. Part III. Enteropneusta from the South Pacific, with notes on the West Indian species, 1902, p. 223—335 und p. 727—729.

### Erklärung der Abbildungen.

---

<i>b</i> zentraler Blutraum der Eichel	<i>kf</i> Kiemenfurche
<i>cl</i> laterale Commissuren des Post-branchialdarmes	<i>kh</i> Kiemendarm
<i>cöa</i> Kragencölom	<i>kp</i> Kiemenporus
<i>cöp</i> Rumpfcölom	<i>ks</i> Kiemensepten
<i>cöp'</i> Perihämalräume	<i>kt</i> Kiementasche
<i>cöp''</i> Peripharyngealraum	<i>kz</i> Kiemenzunge
<i>d</i> Darm	<i>md</i> dorsales Mesenterium
<i>df</i> dorsale Falten desselben	<i>mh</i> Höhlen des Kragenmarks
<i>div</i> Eicheldarm	<i>nd</i> dorsaler Nervenstamm
<i>div, d</i> dorsale Taschen des Eicheldarmes	<i>ndk</i> Kragenmark
<i>div, v</i> ventrale Taschen desselben	<i>nv</i> ventraler Nervenstamm
<i>dm</i> dorsale Längsmuskulatur der Eichel	<i>oe</i> Ösophagus
<i>dw</i> Kragenwurzel	<i>p</i> Porus der Eichelpforte
<i>eh</i> Eichelhöhle	<i>pb</i> Postbranchialdarm
<i>chv</i> ventrale Tasche derselben	<i>pb'</i> vordere Blindsäcke desselben
<i>ek</i> Glomerulus	<i>pe</i> Eichelpforte
<i>ept</i> vordere Vorhöhle	<i>rev</i> rückführende Gefäße der Eichel
<i>ept'</i> hintere Vorhöhle	<i>sd</i> dorsales Septum des Kragens
<i>go</i> Gonaden	<i>sk</i> Eichelskelet
<i>h</i> Herzblase	<i>sk'</i> vordere Hörner des Eichelskelets
<i>icc</i> Intraepidermalcanal	<i>sl</i> Lateralseptum
<i>kcv</i> ventrale Cöca der Kiementaschen	<i>st</i> Synaptikel
	<i>sv</i> ventrales Eichelseptum
	<i>vd</i> dorsaler Gefäßstamm
	<i>v</i> ventraler Gefäßstamm

### Tafel 25.

Fig. 1. Querschnitt durch die Eichel von *Balanoglossus carnosus*, dem vorderen Ende des Zentralkomplexes genähert. 72:1.

Fig. 2. Querschnitt durch die Eichel desselben Exemplars in der

Mitte des Zentralkomplexes mit dem ausgedehnten Blutraum und der dorsalen Muskulatur *dm.* 72 : 1.

Fig. 3. Desgl. durch die Eichel auf der Höhe des Eichelporus. 30 : 1. Man beachte: die rechte Seite der Figur entspricht der linken des Tieres.

Fig. 4. Querschnitt durch den Eichelhals; das unsymmetrische Hinterende der Eichelpforte durchquerend. 99 : 1. S. Bemerkung zu Fig. 3.

Fig. 5. Desgl. durch das Skelet und den Kragen. 72 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch den Postbranchialdarm eines jungen Exemplars von *B. clavigerus*, die Lateralcommissuren schneidend. 50 : 1.

#### Tafel 26.

Fig. 7. Querschnitt durch den Eichelhals von *B. carnosus*, der die Tasche der Eichelpforte und die vordere Vorhöhle trifft. 72 : 1. S. Bemerkung zu Fig. 3.

Fig. 8. Querschnitt durch das Ende der Kiemenregion von *Balanoglossus clavigerus*. Die postbranchialen Blindsäcke werden auf gleicher Höhe mit den Hinterenden der Kiementaschen angeschnitten. 50 : 1.

Fig. 9. Desgl. durch den Postbranchialdarm mit den lateralen Commissuren. 50 : 1.

Fig. 10. Querschnitt durch den Postbranchialdarm eines anderen Exemplars derselben Art. Der Schnitt zeigt das einheitliche Divertikel der dorsalen Rinne und die mächtigen Lateralcommissuren. 50 : 1.

Fig. 11. Längsschnitt (sagittal) durch den Postbranchialdarm von *B. clavigerus*. 72 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch das Ende der Kiemenregion eines alten Exemplars von *B. carnosus*. Der Schnitt zeigt das Aufsteigen des medialen Kieles. 30 : 1.

#### Tafel 27.

Fig. 13. Querschnitt derselben Serie, den Anfang des postbranchialen Darmes darstellend. 30 : 1.

Fig. 14. Desgl. einige Schnitte weiter nach hinten. Das große Divertikel ist sichtbar. Die Kiemenfurchen schließen sich. 30 : 1.

Fig. 15. Schnitt hinter den Kiemenfurchen durch den Postbranchialdarm. Es treten die riesigen Commissuren *cl* auf. 30 : 1.

Fig. 16. Querschnitt derselben Serie durch den Anfang der Genitalregion mit den Resten des postbranchialen Darmes. 30 : 1.

Fig. 17. Querschnitt durch den postbranchialen Darm von *B. numeensis*. 72 : 1.

Fig. 18—21. *Balanoglossus numeensis* von der Rückenseite mit geschlossenen und geöffneten Genitalpleuren und Ansicht bei geöffnetem Darm von der Ventralseite. 2 : 1. Nach Originalzeichnungen von FRANÇOIS.



## Tafel 28.

Fig. 22. Medialer Sagittalschnitt durch Kragen und Eichel von *B. numeensis*. 16 : 1.

Fig. 23. Querschnitt durch die Eichel derselben Art auf der Höhe des vorderen Teils des Zentralkomplexes. 60 : 1.

Fig. 24. Desgl. weiter hinten durch den Zentralkomplex gelegt. 92 : 1.

Fig. 25. Querschnitt durch die Eichel derselben Art von *B. numeensis* auf der Höhe der Kragenfalte. 92 : 1.

Fig. 26. Desgl. durch die vier Taschen des Eichelmarkes und das Kragenmark. 92 : 1.

## Tafel 29.

Fig. 27. Querschnitt durch die Eichel von *B. numeensis* vor den Divertikeltaschen, noch den Porus treffend. 99 : 1.

Fig. 28. Querschnitt durch den Eichelhals von *B. numeensis*, die Divertikeltaschen hinten tangierend. 92 : 1.

Fig. 29. Medianer Sagittalschnitt durch *Balanoglossus clarigerus*. Der Schnitt demonstriert die vordere Vorhöhle und die vor dem Kragenmark gelegenen Markhöhlen. 99 : 1.

Fig. 30. Querschnitt durch den Übergang von Kragen und Rumpf bei *B. numeensis* mit den Einmündungen der ersten Kiementasche in die hintere Epidermistasche. 72 : 1.

Fig. 31. Konstruierter medianer Sagittalschnitt durch die Postbranchialregion von *B. carnosus*. 32 : 1.

Fig. 32. Querschnitt durch den Übergang von Postbranchialdarm zur Genitalregion bei *Glossobalanus minutus*. 50 : 1.

*Nachdruck verboten.*  
*Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Über das Stamm-, Gliedmaßen- und Hautskelet von *Dermochelys coriacea* L.

Von

**Heinrich Völker.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

**Mit Tafel 30—33 und 3 Abbildungen im Text.**

## Inhaltsübersicht.

	Seite
Vorwort . . . . .	432
A. Beschreibender Teil . . . . .	433
Das Material . . . . .	433
I. Das Stamm- und Gliedmaßenskelet . . . . .	436
1. Die Wirbelsäule . . . . .	436
a) Die Halswirbelsäule . . . . .	436
b) Die Rumpfwirbel und Rumpfrippen . . . . .	443
c) Die Sacralwirbel und Sacralrippen . . . . .	446
d) Die Schwanzwirbel . . . . .	447
2. Der Schultergürtel . . . . .	450
3. Die Vorderextremität . . . . .	453
a) Der Humerus . . . . .	453
b) Die Knochen des Unterarmes . . . . .	455
c) Die Handwurzelknochen . . . . .	456
d) Die Metacarpalia und Phalangen . . . . .	460
4. Der Beckengürtel . . . . .	462
5. Die Hinterextremität . . . . .	465
a) Das Femur . . . . .	465

	Seite
b) Die Unterschenkelknochen . . . . .	466
c) Der Tarsus . . . . .	467
d) Die Metatarsalia und Phalangen . . . . .	473
II. Der Hautpanzer . . . . .	475
1. Der Rückenpanzer . . . . .	475
a) Das Rückenschild . . . . .	475
b) Das Nuchale . . . . .	480
2. Der Bauchpanzer . . . . .	480
a) Der epithecale Hautpanzer der Bauchseite . . . . .	481
b) Die thecale Schicht (das Plastron) . . . . .	482
3. Sonstige Hautknochen . . . . .	485
B. Allgemeiner Teil.	
Zusammenfassung der Besonderheiten des <i>Dermochelys</i> -Skelets, Vergleich mit dem Skelet verwandter Formen und hieraus sich ergebende Folgerungen über die systematische Stellung von <i>Dermochelys</i> . . . . .	485
1. Allgemeine Bemerkungen. Konvergenz, Divergenz .	485
2. Das Stamm- und Gliedmaßenskelet . . . . .	491
3. Die Verwandtschaft von <i>Dermochelys</i> und Cheloniiden	504
4. Vergleichende Betrachtung des Hautpanzers von <i>Dermochelys</i> und Bemerkungen über den Haut- panzer der Schildkröten überhaupt . . . . .	511
a) Die Frage der Costalia . . . . .	511
b) Der Schildkrötenpanzer ein Doppelpanzer; der Thecophorenpanzer . . . . .	515
c) Die ursprüngliche Beschaffenheit der Marginalreihe und Bemerkungen über die Panzerform von <i>Dermochelys</i> . . . . .	530
d) Die Stammesgeschichte des Atheckenpanzers . . . . .	533
5. Zusammenfassung . . . . .	539

### Vorwort.

Die vorliegende Arbeit über das Rumpf-, Gliedmaßen- und Hautskelet der Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea* L.) bildet die Ergänzung einer Untersuchung von L. Nick über das Kopfskelet dieses Tieres (s. den ersten Artikel dieses Bandes). Wie der Verfasser auf p. 206 selbst bemerkt, konnten die Erkenntnisse, welche die Bearbeitung des Kopfskelets lieferte, nicht genügen, um mit aller wünschenswerten Sicherheit die systematische Stellung von *Dermochelys* festzulegen, um so weniger, als gerade bei dieser Form die Hauptunterscheidungsmerkmale gegenüber allen anderen rezenten



Schildkröten in den ganz eigenartigen Panzerverhältnissen zutage treten. Es war also meine Aufgabe zunächst, eine eingehende, durch Abbildungen unterstützte, zusammenfassende Darstellung der von NICK nicht bearbeiteten übrigen Skeletteile zu geben und ferner die hieraus fließenden Folgerungen über die systematische Stellung von *Dermochelys* mit denen zu vereinen, welche die Bearbeitung des Kopfskelets ergeben hatte. Wenn es mir gelungen ist, dieser Aufgabe gerecht zu werden, so geschah dies nicht zum mindesten durch die überaus liebenswürdige Unterstützung, welche mir dabei von meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. SPENGLER zuteil wurde. Er stellte mir nicht allein das kostbare, in seinem Privatbesitz befindliche große Exemplar zur Verfügung, sondern brachte auch meiner Arbeit jederzeit das regste Interesse entgegen. Weitgehende Anregung und Förderung verdanke ich aber auch Herrn Prof. Dr. VERSLUYS, unter dessen besonderer Leitung meine Arbeit stand. Beiden Herren möchte ich an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank zum Ausdruck bringen. Auch Herrn Prof. Dr. K. LAMPERT fühle ich mich verpflichtet für Überlassung eines in Alkohol konservierten jungen Exemplares von *Dermochelys*.

## A. Beschreibender Teil.

### Das Material.

Die im Folgenden gegebene Beschreibung des Rumpfs, Gliedmaßen- und Hautskelets von *Dermochelys coriacea* L. beruht hauptsächlich auf Befunden an dem schon erwähnten großen Exemplar, dessen Kopfskelet (Schädel VII.) die Hauptgrundlage für NICK's Arbeit gegeben hat. Das Tier war ein noch nicht geschlechtsreifes Weibchen von etwa 1,50 m Gesamtlänge. Es wurde durch Herrn Prof. Dr. SPENGLER von Mr. ALAN OWSTON aus Yokohama käuflich erworben. Die Weichteile des in Formol konservierten Tieres waren größtenteils noch erhalten. Bis auf eine anscheinend beim Fang durch Harpunieren entstandene unbedeutende Beschädigung des Rückenschildes ist das Skelet, insbesondere auch in seinen knorpligen Teilen, vorzüglich erhalten.

Auffallend an dem gesamten Skelet ist eine gewisse Asymmetrie der beiden Hälften, was sich sowohl im Schädel, wie insbesondere im Carpus und Tarsus, die auf der rechten Körperseite abnorm ausgebildet sind, äußert. Asymmetrische Züge zeigen auch das Plastron

und die dermalen Längsreihen des Bauchpanzers in Anordnung und Ausbildung ihrer Bestandteile.

Im Folgenden gebe ich einige Maße vom Skelet dieses Exemplares in cm.

Gesamtlänge des Kopfes (nach NICK)	22
------------------------------------	----

#### Die Wirbelsäule.

Gesamtlänge der Wirbelsäule auf der Ventralseite gemessen	134
Länge der 8 Halswirbel	31,5
Länge der 10 Rumpfwirbel	67,5
Länge der 3 Sacralwirbel	8
Länge der 17 Schwanzwirbel	27
Der längste (3.) Rumpfwirbel mißt	8

#### Der Schultergürtel.

Länge des knöchernen Teils des Coracoids	24
Länge des knorpligen Supracoracoids	8,5
Breite des knorpligen Supracoracoids	10
Länge der Scapula auf dem dorsalen Rande, Krümmung mit gemessen	17
Länge des Procoracoids auf dem ventralen Rande, Krümmung mit gemessen	12

#### Der Humerus.

Gesamtlänge des Humerus	27
Breite des Humerus proximal von dem Proc. radialis	6,8
Breite des Humerus distal von dem Proc. radialis	7,5
Längsachse des knorpligen Oberarmgelenkkopfes	7
Querachse des knorpligen Oberarmgelenkkopfes	5
Höhe des knorpligen Proc. medialis (FÜRBRINGER, HOFFMANN), Proc. ulnaris (OGUSHI)	5
Längsachse seiner Grundfläche	6
Länge der Vorderextremität von der Beuge zwischen Ober- und Unterarm bis zur Endphalange des 3. Fingers	64
Länge des Unterarms (Radius)	11
Länge des Carpus, gemessen auf der Dorsalseite von Ulna- kante bis Carpale 3	6,5
Breite des Carpus von Carpale 1 zu Pisiforme (einschl.) Krüm- mung mit gemessen	15
Länge des 3. (längsten) Fingers	47

## Das Becken.

Länge des Beckens von Vorderrand der Epipubis bis Spitze des Proc. hypoischiadicus	21
Breite des Beckens etwas vor dem For. obtur.	14
Länge des die Epipubis durchbrechenden Loches	4,5
Breite des die Epipubis durchbrechenden Loches	2,5

## Die Hinterextremität.

Gesamtlänge des Femurs	15
Gesamtlänge der Fibula	10,5
Länge des Tarsus gemessen von dem stumpfen, nach dem Spatium interosseum gerichteten Höcker des Astragolo- scaphoids zu Tarsale 3 (einschl.)	5
Breite des Tarsus von Tarsale 1 zu Tarsale (4 + 5) (einschl.)	6
Länge der 3. (längsten) Zehe	26

## Der Rückenschild.

Länge des mittleren Längskieles (Epineuralreihe) Krümmung mit gemessen	124
Breite des Rückenschildes in Gegend der 2. Rumpfrippe dorsal, Krümmung mit gemessen	84
Absolute Breite des Rückenschildes in dieser Gegend	66

## Das Nuchale.

Länge von Spitze zu Spitze	14
Breite, hohl gemessen	21

## Das Plastron.

Länge des Plastrons	86
Breite des Plastrons unmittelbar hinter den Querfortsätzen der Hyoplastra, von Außenrand zu Außenrand	36

Das von mir präparierte junge Exemplar stammt aus dem königlichen Naturalienkabinet in Stuttgart. Es ist ein sicher noch nicht lange aus dem Ei geschlüpfes Tier, dessen Rückenschild bei einer Länge von 5,6 cm eine Breite von 4,2 cm besitzt. Der Kopf wurde von NICK geschnitten (Embryo A).

Außerdem war es mir durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. L. NICK möglich, ein zweites, vollkommen unversehrtes junges



Exemplar des Senckenbergischen Museums zu Frankfurt a. M. genau zu besichtigen.

## I. Das Stamm- und Gliedmaßenskelet.

Eine allgemeine Übersicht der sehr umfangreichen Literatur über *Dermochelys* und eine Geschichte der Ansichten über die systematische Stellung dieser Schildkröte hat NICK bereits gegeben. Ich kann deshalb in dieser Hinsicht auf dessen Ausführungen auf p. 4 bis 12 verweisen.

Von älteren Arbeiten über die Osteologie von *Dermochelys* will ich nur diejenige von GERVAIS (1872) besonders hervorheben, weil sie überhaupt die erste und bis jetzt einzige geblieben war, welche eine umfassende und durch verhältnismäßig gute Abbildungen erläuterte Beschreibung und Vergleichung des Skelets geboten hatte. Heute ist diese vor nunmehr über 40 Jahren erschienene Arbeit stark veraltet und enthält neben manchen Unrichtigkeiten auch zahlreiche Ungenauigkeiten, besonders im illustrativen Teil.

In meiner Beschreibung des Skelets habe ich nach jedem größeren Abschnitt auf GERVAIS' Arbeit Bezug genommen, häufig unter Zitierung wichtiger Abschnitte.

### 1. Die Wirbelsäule.

Die Wirbelsäule gliedert sich entsprechend der verschiedenen Ausbildung der Wirbel in einen Hals-, Rumpf-, Becken- und Schwanzabschnitt.

#### a) Die Halswirbelsäule (Taf. 31 Fig. 3—5, Taf. 32 Fig. 8 u. 9).

Dieser verhältnismäßig kurze Teil des Achsenskelets von *Dermochelys coriacea* besteht aus 8 Wirbeln. Ihre Körper zeigen eine recht gedrungene Form und tragen wohlentwickelte, aber völlig selbständig bleibende obere Bogen mit vorderen (*pr. art. a*) und hinteren (*pr. art. p*) Gelenkfortsätzen. Auf der Unterseite lassen die Körper vom 2. ab mediale Cristae erkennen (*cr. med. ven*). Infolge ihrer sehr breiten Basen und geringen Höhe treten die knorpligen, seitlichen Fortsätze der Wirbelkörper, die Querfortsätze *Processus transversi* (*pr. tr*), welche ohne jede Grenze in die Zwischenwirbelscheiben übergehen, wenig hervor. Die Intervertebralscheiben (*I*) selbst sind im Halse ziemlich dick; ihre Differenzierung in Gelenkkopf und Gelenkgrube bleibt aber auf einer ziemlich unvollkommenen Stufe

stehen. Außerlich ist oft nicht deutlich festzustellen, wo die Grenze zwischen dem Gelenkkopf und dem die Gelenkgrube bildenden Knorpel hinzieht. Die ganze Halswirbelsäule zeigt eine deutliche Krümmung, mit der Konvexität nach unten (Fig. 3), wie sie besonders auch die Cheloniiden besitzen. Besonders bemerkenswert jedoch ist die bisher unbekannt gewesene Tatsache, daß an den vordersten Halswirbeln primäre Intercentren Fig. 5 (*pr. int*) vorkommen.

Atlas und Epistropheus erhielten gemäß ihrer besonderen Funktion eine von den übrigen Halswirbeln abweichende Gestalt; sie zeigen denselben Typus wie bei den Cryptodiren; eine Verwachsung des Epistropheuskörpers mit seinem Bogen, wie es die meisten Pleurodiren und *Carettochelys* (*Trionychoidea*) zeigen (VAILLANT, 1880, KASPER, 1902, WAITE, 1905, p. 113), findet nicht statt.

Der Körper des Atlas, das Os odontoideum, Processus odontoideus, Dens epistrophei (*d. epst*), läßt noch deutlich den opisthocölen Typ erkennen, dem auch der Epistropheus und der 3. Halswirbel angehören; der 4. ist bikonvex, die 4 letzten sind procöl bis auf die Articulation zwischen dem 6. und 7., welche durch ebene Flächen bewirkt wird.

Der Atlas (Fig. 3—5 u. 8) läßt sich mit einem breiten Gürtel vergleichen. Die obere Hälfte wird von den 2 knöchernen Bogenstücken gebildet (Fig. 8 B). Sie vereinigen sich medial dorsal nicht miteinander (Fig. 4). Ihre Verbindung wird hier durch Bindegewebe bewerkstelligt. Nach hinten sendet jedes Bogenstück einen kräftigen, rechtwinklig abgebogenen Processus articularis posterior (*pr. art. p. et*) (Postzygapophyse) aus, der seine Gelenkfläche nach unten und innen wendet und mit dem gegenüberstehenden Processus articularis anterior epistrophei artikuliert. Nach vorn, in gerader Verlängerung des hinteren Gelenkfortsatzes, findet sich an jedem der beiden Bogen-schenkel des Atlas ein stumpfer Höcker, welcher an derselben Stelle sitzt, die der Proc. art. anterior einnehmen würde (Fig. 3\*). An ihrem Grunde sind die beiden Bogenstücke durch ein kräftiges bindegewebiges Band, das Ligamentum transversum (*lig. tr*), vereinigt. Es bildet den Grund des Rückenmarkkanals, dessen Seiten und Decke von den knöchernen Schenkeln gestellt werden. Ventral und medial von den Bogen des Atlas findet sich noch ein 3. knöchernes Element in Gestalt eines unpaaren „nierenförmigen Schlußstückes“ (RATHKE), „pièce accessoire“ (GERVAIS) (Fig. 5 u. 8 s). Es ist mit den Basen der Bogenstücke durch 2 Knorpelschenkel, welche auch noch rings seinen Rand umfließen (Fig. 5), verbunden. Am Hinterrande

verbreitert sich dieser Saum zu 2 stumpfen, nach hinten gerichteten Ecken (Fig. 3, 5 \*).<sup>1)</sup>

Das von dem unpaaren Knochen ventral, den Knorpelspangen seitlich und dem Lig. transv. dorsal umgrenzte Loch wird vollkommen von einem Knorpelzapfen des Os odont. ausgefüllt. Es ragt noch ein Stückchen daraus hervor (Fig. 3, 5, 9 k). Die von den genannten Skeletstücken gebildete vordere Gelenkgrube erscheint in zwei seitliche und eine kleinere ventrale Facette zerlegt. In diesen Gelenkflächen spielt der Condylus des Hinterhauptes (Fig. 8).

Die Knorpelspangen, welche beim Atlas Bogen und Schlußstück verbinden, wölben sich nach hinten zu einem deutlichen Fortsatz vor (Fig. 3).

Wie der ventral von dem Lig. transv. gelegene vordere Teil des Atlas eine Gelenkpfanne für den Proc. condyloideus occipitis darstellt, so bietet die hintere Fläche dieses Abschnittes dem Proc. odontoides eine Articulationsfläche.

Der Zahnfortsatz des Epistropheus ist, abgesehen von seiner verhältnismäßigen Größe, noch dadurch ausgezeichnet, daß er in hohem Grade die Gestalt eines typischen Wirbelkörpers bewahrt hat. Er erscheint als ein kurzer, im Querschnitt ungefähr dreieckiger Knochen, dessen dorsale, wenig vertiefte Fläche den Boden des Rückenmarkskanals mitbilden hilft. Er läßt noch deutlich den opisthocölcn Typ erkennen. Nach vorn bietet seine nicht besonders dick überknorpelte Wölbung infolge des nahe ihrem oberen Rande sich erhebenden, in das ventrale Atlasloch passenden Zapfens (Fig. 9 K) 3 Gelenkfacetten, 2 laterale und 1 ventrale. Von der Basis dieses Zapfens nach dem vorderen und oberen Rand des Schlußstückes des Atlas zieht eine Ligamentum accessorium.

Außer an der dorsalen Oberfläche tritt auch noch zu beiden Seiten der Knochen des Proc. odont. frei zutage. Die hintere Endfläche verbindet sich durch Vermittlung einer ziemlich dicken Knorpelschicht mit der vorderen des eigentlichen Epistropheuskörpers. In der Mitte dieser Zwischenwirbelscheibe ist eine Trennungslinie noch zu erkennen. Aber eine eigentlich bewegliche

1) JAEKEL (1912) hat neuerdings die Ansicht verteidigt, das Schlußstück sei der Wirbelkörper eines ursprünglich vor dem Atlas liegenden Wirbels, kein Intercentrum. Lage und Form desselben sprechen aber recht klar für seine Homologie mit einem Intercentrum; diese sind an den nächsten Wirbeln auch noch erkennbar.



Verbindung, wie sie nach C. K. HOFFMANN (1879, p. 27) bei *Chelonia* zwischen dem 2. Halswirbel und seinem Zahnfortsatz bestehen soll, konnte ich bei *Dermochelys* nicht feststellen. Doch ist nicht ausgeschlossen, daß beim frischen Skelet Zahnfortsatz und Epistropheuskörper doch gegeneinander beweglich sind; denn auch die übrigen Halswirbelkörper ließen sich infolge der Härtung des Knorpels durch die Konservierungsflüssigkeit nicht mehr gegeneinander bewegen.

Ventral (Fig. 5) zeigt der Intervertebralknorpel zwischen dem Proc. odont. und dem Epistropheus eine bedeutende Verstärkung, die sich in 3 Zapfen differenziert, einen sehr stumpfen mittleren und 2 etwas größere seitliche, welche nach außen und hinten gerichtet sind (Fig. 3 u. 5). Diese Knorpelzapfen, welche sich auch am eigentlichen Epistropheuskörper sowie bei den nächstfolgenden Wirbeln in ähnlicher Form vorfinden, tragen sehr viel zu der ausgeprägt wirbelkörperartigen Gestalt des Proc. odont. bei.

Der Epistropheus (Fig. 9) zeigt die Form eines typischen Halswirbels. Seine breiten oberen Bogen, die, wie überhaupt die oberen Bogen der Halswirbel, nur durch Knorpelnaht mit den zugehörigen Körpern verbunden sind, verschmelzen dorsal vom Rückenmarkskanal miteinander unter Bildung eines kleinen, mit einer winzigen Knorpel-epiphyse versehenen Dornfortsatzes (Fig. 9, *pr. sp.*). Nach vorn und hinten entsenden sie Gelenkfortsätze. Die ersteren wurden schon erwähnt. Sie sind ziemlich kurz und articulieren mit den hinteren Gelenkfortsätzen des Atlas; die Proc. artic. posteriores des Epistropheus und diejenigen der folgenden Wirbel wenden ihre Gelenkflächen mehr nach unten und außen, während sie beim Atlas nach unten und innen gewandt sind (Fig. 3 u. 4).

Die knorpeligen Querfortsätze (*pr. tr.*) am Grunde der oberen Bogen nehmen schon beim Epistropheus eine ziemlich große Grundfläche ein. Ein Blick auf die gesamte Halswirbelsäule belehrt uns aber, daß sie unter Beibehaltung desselben stumpfdreieckigen Umrisses bei den nächstfolgenden Wirbeln immer dicker werden, während ihre Höhe entsprechend immer mehr abnimmt. C. K. HOFFMANN's Ansicht, wonach in diesen niedrigen Knorpelhöckern Rippenrudimente enthalten sein sollen, könnte bei *Dermochelys* nach dem rein morphologischen Befund für die vordersten Halswirbel schon zutreffen. Die Rippen hätten dann einen Grad der Rückbildung erlitten, wie er ganz entsprechend bei der Schwanzwirbelsäule am 10. oder 11. Wirbel ausgebildet ist.

Der Wirbelkörper des *Epistropheus* ist etwa doppelt so groß wie der *Proc. odont.* Ventral medial geht er in einen am Rande überknorpelten Kamm über, wie ihn auch die folgenden Wirbel zeigen. Beim 6. Halswirbel erreicht diese *Crista mediana ventralis* (HOFFMANN, 1890, unterer Dornfortsatz, Hypapophyse) ihre größte Länge und Höhe; am 8. fand ich jedoch anstatt eines einfachen, am Randteil aus Knorpel gebildeten Kammes zwei niedrige, ausschließlich knöcherne Wälle.

Auch beim *Epistropheus* treffen wir auf der Ventralseite am Hinterrande des Körpers zwei an ihrer Basis noch zusammenhängende Knorpelhöcker, die kontinuierlich in den Knorpel der *Crista mediana* und der Zwischenwirbelscheibe übergehen. Beim 3. Halswirbel sind die entsprechenden Bildungen schon etwas selbständiger geworden, was wohl mit der größeren Längenausdehnung dieses Wirbels zusammenhängt. Beim 4. Halswirbel geht dieses Streben sich loszulösen noch weiter; an Stelle von Knorpelzapfen sind ovale, etwas abgeplattete Körper getreten, die aber immer noch mit ihrem Wirbelkörper in knorpeligem Zusammenhang stehen, sich mit ihrer Breitseite auf die Zwischenwirbelscheibe auflegen, aber von dieser durch Bindegewebe getrennt bleiben. Beim 5. Wirbel haben sie den Zusammenhang mit ihrem Wirbelkörper verloren, sie sind zu abgeplatteten, rundlichen Körpern geworden, die auf dem Knorpel der Intervertebralscheibe am Vorderrande des 6. Wirbelkörpers ihren Platz gefunden haben (Fig. 3 u. 5. *pr. int.*). Der Vergleich lehrt, daß die eben besprochenen Gebilde, deren GERVAIS in seiner „*Ostéologie du Sphargis Luth*“ keine Erwähnung getan, die aber andeutungsweise an den 4 ersten Halswirbeln von fig. 1, tab. 8 seiner Arbeit zu erkennen sind, die auch HOFFMANN und, soviel ich aus der mir zu Gebote stehenden Literatur ersehe, den übrigen Beobachtern entgangen sind, als primäre Intercentra gedeutet werden müssen; dies ergibt sich unmittelbar aus einem Vergleich mit dem Schlußstück des Atlas, welches sicher einem primären Intercentrum entspricht. Bei *Emys europaea* kommen ähnliche Gebilde am 4., 5. und 6. Wirbel vor, in Gestalt vollkommen selbständiger Knöchelchen, die sich an den Hinterrand des betreffenden Wirbelkörpers anfügen und von BOJANUS „*Ossa sesamoidea*“ benannt wurden.

Die oberen Bogen des 3. Halswirbels sind ebenfalls dorsal in der Mittellinie verwachsen, um einen sehr schwachen Dornfortsatz zu bilden. Demgegenüber finden wir beim 4. und 5. Wirbel median wieder vollkommen getrennte obere Bogen; bei den 3 letzten (6., 7.,

8.) Halswirbeln vereinigen sie sich jedoch wieder, unter Bildung breiter Platten beim 6. und 7. und eines mächtigen Zapfens beim 8. Halswirbel (Fig. 4). Die etwas konkave Verbindungsplatte des 6. Wirbels entsendet von der Mitte ihrer Seitenränder schief nach oben und außen 2 kurze mit Knorpelepiphyse versehene Zapfen (*cr. l.*). Beim 7. Wirbel stellen die entsprechenden Gebilde sehr kräftig entwickelte Knochenhöcker dar, die mehr nach außen und vorn gerichtet sind und ziemlich große, warzenartige knorplige Epiphyse tragen. Sie scheinen mit dem eigentlichen Dornfortsatz — vergleiche auch die Beckenwirbelsäule Fig. 10 — nichts zu tun zu haben, sondern den von OGUSHI 1911 bei *Trionyx* beschriebenen Cristae laterales zu entsprechen. Der beim 8. Halswirbel von dem medianen Verbindungsstück der oberen Bogen senkrecht aufsteigende, seitlich zusammengedrückte Knochenfortsatz verbreitert sich an seinem mit einer großen Knorpelepiphyse versehenen Ende ziemlich bedeutend, um Raum für eine große, sattelförmige Gelenkfacette zu schaffen. In ihr spielt der Gelenkkopf der Nuchalplatte (Fig. 3 u. 4).

Infolge der breiten Vereinigungsflächen der oberen Bogen von Wirbel 6—8 wird im hinteren Abschnitt der Halswirbelsäule der Rückenmarkskanal dorsal besser abgedeckt als im vorderen, wo große intervertebrale Löcher (*for. int. d*) offen bleiben (Fig. 4). Während sie aber vorne wirklich auch intervertebral liegen, lassen sie uns vom 6. Wirbel ab auf die Dorsalfläche des betreffenden Wirbelkörpers sehen; sie haben also eine Verlagerung erfahren und zwar nach vorn hin (Fig. 4). Diese ist dadurch zustande gekommen, daß die oberen Bogen nach und nach ihre in der vorderen Halsregion vertebrale Stellung aufgaben, um mit dem letzten Halswirbel eine vollkommen intervertebrale anzunehmen. Natürlich erfahren auch die seitlichen Foramina intervertebralia eine gleiche Lagenänderung wie die dorsalen. Vorn liegen sie genau intervertebral; bei den letzten Halswirbeln, wo sie größer sind, da die Bogen besondere Verstärkung erfuhren, öffnen sie sich genau vertebral (Fig. 3).

Die Wirbelkörper nehmen in bezug auf Länge und Breite bis zum 6. stetig zu, dann werden sie wieder nach dem letzten hin etwas schwächer, besonders kürzer.

Da GERVAIS' auf die Halswirbelsäule von *Dermochelys* sich beziehende Abbildungen anscheinend nach einem trockenen oder allzu stark macerierten Skelet angefertigt worden sind, ist daraus nicht ersichtlich, welch großer Anteil dem Knorpel bei Bildung dieses Teiles des Achsenskelets selbst bei alten Tieren noch zukommt, und



es wird verständlich, warum die primären Intercentra nicht genügend abgebildet und in der Beschreibung überhaupt nicht erwähnt sind. Besonders augenfällig offenbart sich die Mangelhaftigkeit von GERVAIS' Untersuchungsmaterial bei einem Vergleich der von ihm gegebenen Vorderansicht des Atlas mit meiner Figur, Taf. 31 Fig. 8. Auf der Ventralseite des 8. Halswirbels bildet GERVAIS eine einfache Crista ab; ich finde einen doppelten niedrigen Knochenwulst. An der Seitenansicht fällt mir noch das große Übergewicht des zum Nuchale gehenden Dornfortsatzes des 8. Wirbels auf, gegenüber dem Dornfortsatz des 7. Bei dem von mir untersuchten Exemplar ist dieser Gegensatz lange nicht in dieser Weise ausgeprägt und die Gelenkgrube für den Höcker des Nuchales mehr rund als langoval. Fernerhin zeichnet GERVAIS die oberen Bogen vom 4. und 5. Wirbel medial in ähnlicher Weise geschlossen, wie es in meiner Abbildung beim 3. Halswirbel zu sehen ist.

Als primitiv dürften sich für die Halswirbelsäule von *Dermochelys* folgende Züge ergeben: das zwischen Atlas und Epistropheus bestehende Verhältnis, insbesondere die ausgeprägte Körpernatur des Proc. odont. und das Vorhandensein primärer Intercentra.

Sekundär ist die Dicke und unvollkommene Differenzierung der Zwischenwirbelscheiben, ein Zustand, der sich infolge des Meereslebens herausgebildet haben mag, da überhaupt unvollständige Verknöcherung und Verschmelzung von Wirbeln bei Meerestieren eine häufige Erscheinung ist. Nicht ursprünglich ist auch wahrscheinlich die intervertebrale Stellung der oberen Bogen und der Zustand, daß die oberen Bogen des 4. und 5. Wirbels offen geblieben sind. Auch die verhältnismäßige Kürze des Halses, ein Merkmal, das auch den anderen Seeschildkröten zukommt, darf man hier wohl anführen.

Besondere Beachtung verdient die Art der Gelenkung der Halswirbel. Während die Bildung der Gelenkspalten in den dicken intervertebralen Knorpelscheiben eine so unvollkommene ist, daß die Biegsamkeit der Halswirbelsäule mehr auf der Elastizität des Knorpels als auf Bewegungen in den intervertebralen Gelenken beruhen kann, finden wir doch diese Gelenke von sehr wechselndem Typus. Der Atlas sowie der 2. und 3. Wirbelkörper sind konvex-konkav (opisthocöl); der 4. Wirbel ist bikonvex; der 5., 6., 7. und 8. Wirbel sind konkav-konvex (procöl), nur finde ich in der Verbindung des 6. und 7. Wirbelkörpers einen eigentlichen Gelenkspalt nicht mehr erkennbar und ist anscheinend (an meinem unversehrten Präparat ist dies nicht sicher zu entscheiden) die procöle Verbindung hier weniger aus-

gesprochen als bei den benachbarten Wirbelverbindungen; sie dürfte mit nahezu planen Flächen (der knöchernen Wirbelkörper) stattfinden. Und dies steht in Einklang mit dem Befunde von BAUR, der betont, daß die Verbindung zwischen 6. und 7. Wirbel bei *Dermochelys* plan sei (BAUR, 1896, p. 186). Man bekommt also folgende Verbindung der Wirbelkörper:

Halswirbelsäule von *Dermochelys*

(I (II (III (IV) V) VI | VII) VIII)

I—VIII 1.—8. Halswirbel.

Diese Differenzierung der Gelenkflächen ist so bemerkenswert, weil sie auch bei den Cheloniiden (VAILLANT, 1880, p. 53) und, unter allen bekannten Schildkröten, nur bei diesen in genau derselben Weise gefunden wird.

#### b) Die Rumpfwirbel (Taf. 30 Fig. 1).

Das Rumpfskelet von *Dermochelys* ist dadurch ausgezeichnet daß weder die Wirbel noch die Rippen in irgendeine engere Verbindung mit dem Panzer treten. Wirbel und Rippen einerseits und Carapax andererseits sind durch eine mächtige Bindegewebsschicht voneinander geschieden.

Es sind 10 Rumpfwirbel vorhanden, die gegenüber denen der anderen Regionen durch die gestreckte Form ihrer Körper sich auszeichnen. Der längste ist der 3. Rumpfwirbel; bei den übrigen nimmt nach hinten fortschreitend die Länge allmählich wieder ab. In der Mitte sind die Wirbelkörper am schwächsten, ihre verdickten Enden schließen durch Vermittlung verhältnismäßig dünner Zwischenwirbelscheiben aneinander. Es unterbleibt auch jede Gelenkbildung in den Intervertebralscheiben. Dieser Befund hängt wohl mit der intervertebralen Stellung der Rumpfrippen zusammen, die als Hauptträger des Panzers eine starke, feste Stützfläche verlangen. In demselben Sinne dürfte auch die Tatsache zu deuten sein, daß zwischen Rippen und Wirbeln ebenfalls keine Gelenke vorhanden sind. Der 1. Rumpfwirbel zeigt am Vorderrande eine sehr tiefe Gelenkgrube, der letzte am Hinterrande einen Gelenkkopf. Die Körper der übrigen Rumpfwirbel fügen sich mit fast ebenen, genau gesagt, schwach konkaven Flächen aneinander. GERVAIS beschrieb sie als biplan.

Der obere Bogen des 1. Thoracalwirbels zeigt eine ähnliche Gestalt wie am 8. Halswirbel. Dorsal von der Vereinigungsfläche seiner beiden Stücke entspringt ebenfalls ein mächtiger, seitlich etwas

zusammengedrückter Knochenzapfen, der bis zur Bindegewebsdecke des Rückenpanzers reicht. Er wird von einer Knorpelepiphyse abgedeckt. Von dieser aus zieht ein offenbar aus einer Sehne hervorgegangener zum Teil faseriger Knorpelstreifen (Fig. 1 *Kst*) nach dem Condylus der Nackenplatte (*C. Nu*), legt sich mit seinem verdickten Ende an dessen rechte Seite an und vergrößert dadurch die Gleitfläche für den Dornfortsatz des letzten Halswirbels. Dieser Befund dürfte nicht ganz normal sein; jedenfalls scheinen die Verhältnisse bei GERVAIS' Exemplar etwas anders, mehr symmetrische gewesen zu sein.

In der ganzen Rumpfwirbelsäule treten die oberen Bogen, wie wir es auch bei den Halswirbeln gefunden haben, nur durch Knorpelnaht mit ihren Körpern in Verbindung. Sie sitzen wie die Rippen genau intervertebral.

Während der 1. Rumpfwirbel nach Art des letzten Halswirbels einen seitlich zusammengedrückten Dornfortsatz besitzt, zeigen die übrigen Thoracalwirbel lateralwärts verbreiterte Dornfortsätze. Ihre Endfläche ist in der Mitte etwas ausgehöhlt und sendet nach außen und oben 2 warzenartige, mit knorpeligen Epiphysen versehene Fortsätze (vgl. GERVAIS' Abbildung).

Der 1. Rumpfwirbel zeigt noch paarige vordere Gelenkfortsätze. Statt paariger hinterer finden wir in der Mittellinie einen einfachen Knochenzapfen, der genau nach hinten gerichtet ist und sich mit einem ihm von der Vorderseite des 2. Rumpfwirbels entgegenkommenden ähnlichen Zapfen durch Naht vereinigt. Alle Rumpfwirbel verbinden sich in dieser Weise durch median gelegene Knochenspangen. Der letztere hat jedoch wieder 2 hintere Gelenkfortsätze.

Seitlich über den Wirbelkörpern klaffen ziemlich große Foramina intervertebralia.

Erwähnen will ich noch, daß auf der Ventralseite des letzten Rumpfwirbelkörpers nahe dem Hinterrande ein medianes Knochenhöckerchen sitzt (Fig. 1+).

Von allen Regionen des Achsenskelets hat wie immer bei Schildkröten die Rumpfwirbelsäule allein noch den bikonkaven Bauplan der Wirbel bewahrt. Diesen primitiven Zustand verdankt sie — wie man annehmen muß — der Ausbildung des Panzers, welcher der Rumpfwirbelsäule die Beweglichkeit nahm und dadurch eine Weiterdifferenzierung ihrer Elemente unterband, andererseits aber auch sekundär die Differenzierung der Zwischenwirbelscheiben und



die Gelenkbildung zwischen Rippen und Wirbelsäule zum Verschwinden kommen ließ.

### Die Rumpfrippen (Taf. 30 Fig. 1).

Wie schon erwähnt, bleiben die Rumpfrippen von *Dermochelys* vollkommen selbständig, ohne jede direkte Verbindung mit dem Panzer. Es sind ihrer 10 Paare, von denen das erste und letzte wie bei anderen Schildkröten den anderen gegenüber an Länge bedeutend nachstehen. Über die allgemeine Gestalt und Verbindung der Rumpfrippen mit den Wirbelkörpern schreibt GERVAIS folgendes:

„Les côtes sont insérées par une synchondrose analogue à celle des neurapophyses, au-dessus de la jonction des corps entre eux et à la base de la partie élargie de ces neurapophyses. Cette articulation se fait par l'intermédiaire de leur propre tête surmontant une sorte de col, après lequel chacune d'elles s'élargit brusquement pour se continuer en une lame ensiforme convexe en dehors concave en dedans.“

Diese Beschreibung ist sehr zutreffend. Ich will ihr noch Folgendes beifügen. Die ersten Paare sitzen genau intervertebral. Aber schon vom 5. ab macht sich immer mehr die Neigung geltend, eine vertebrale Lage anzunehmen. Das 1. Rippenpaar zieht genau seitwärts, ebenso das 3. Das 2. liegt mit seinem distalen Ende etwas nach vorn. Vom 4. Paare ab weisen die distalen Enden nach hinten, in einer bei jedem folgenden Paare immer deutlicher hervortretenden Weise. Besonders betonen möchte ich die Tatsache, daß bei *Dermochelys* das 1. Rippenpaar genau seitlich gerichtet und nicht, wie bei allen anderen rezenten Schildkröten, an den Vorderrand der 2. Rippe zurückgebogen ist.

An den distalen Enden tragen alle Rumpfrippen, mit Ausnahme der 1., kleine Knorpelepiphysen. Die schwertförmigen, in den Randpartien äußerst dünnen Verbreiterungen der Rippen sind proximal am breitesten und verlieren sich ganz allmählich nach dem distalen Ende zu.

Bei der Rumpfwirbelsäule konnte ich durch Vergleich von GERVAIS' Figuren mit meinem Befund keine wesentlichen Unterschiede feststellen, aber für die Rumpfrippen ergaben sich einige Abweichungen.

Das 1. Rippenpaar fand ich verhältnismäßig stärker ausgebildet, umgekehrt das letzte aber viel schwächer. Das 9. zeigte in der Form eine Abweichung; GERVAIS bildet es als ziemlich gerade ver-

laufend ab, bei meinem Exemplar zeigt es eine starke Schweifung. Die Verbreiterungen der Rippen haben einen weniger schartigen Rand. GERVAIS' Exemplar scheint auch in dieser Hinsicht nicht ganz unversehrt gewesen zu sein; auch ist es ihm bei der Montierung nicht gelungen, die Rippen wieder genau in die ursprüngliche natürliche Lage zu bringen.

Über meine Stellungnahme zu der Frage, ob die unbedeutenden Verbreiterungen der *Dermochelys*-Rippen Homologa der Thecophoren-Costalplatten sind und Teile eines Hautpanzers enthalten, möge man im allgemeinen Teile nachlesen.

### c) Die Sacralwirbel und Sacralrippen (Taf. 32 Fig. 10).

Von Beckenwirbeln finde ich bei *Dermochelys* nicht, wie HAY, 1908, p. 15 angegeben hat, 2, sondern 3 Stück. Das Vorhandensein von 2 Sacralwirbeln muß aber als der ursprünglichere Zustand betrachtet werden. HOFFMANN, 1890, p. 36: „Die Zahl der Sacralwirbel ist zwei, bei *Chelonia*<sup>1)</sup> und *Trionyx* kommen auch bei ausgewachsenen Exemplaren immer nur zwei Sacralwirbel vor, bei den Süßwasser- und Landschildkröten begegnet man dagegen oft drei Sacralwirbeln, indem auch noch die Rippe des ersten postsacralen Wirbels sich dem Ilium anfügt. Dieser Zustand ist aber als ein später acquirirter zu betrachten, denn untersucht man sehr junge Thiere, so findet man immer auch hier nur zwei Sacralwirbel.“ Die Sacralwirbel sind bei *Dermochelys* alle procöl. Der vorderste ist der größte. Die oberen Bogen gehen, wie an der Hals- und Rumpfwirbelsäule, nur eine knorplige Verbindung mit den Wirbelkörpern ein. Sie sitzen ausgesprochen intervertebral und zeigen vordere und hintere Gelenkfortsätze. Die dorsale Verbindungsfläche der oberen Bogen erscheint verstärkt durch einen Doppelhöcker mit warzenartigen Knorpel-epiphysen. Diese Höcker sind beim 1. und 2. am Grunde noch völlig getrennt. Beim 3. verschmelzen ihre Basen jedoch miteinander, eine Eigentümlichkeit, die bei den Schwanzwirbeln einem immer höheren Grad der Ausbildung zustrebt. Auf der Vereinigungsfläche der oberen Bogen des 1. und 2. Sacralwirbels findet sich außer den beiden Höckern in der Mittellinie noch ein unpaarer Fortsatz, welcher einem Dornfortsatz zu entsprechen scheint, während die

1) Bei einem Exemplar von *Chelonia mydas* von ca. 45 cm Carapaxlänge aus der Instituts-Sammlung ist noch ein 3. Sacralwirbel vorhanden, dessen Rippe wesentlich dieselben Verhältnisse aufweist wie bei *Dermochelys*.

paarigen Höcker (vgl. auch Halswirbelsäule) möglicherweise Cristae laterales sind.

Die Wirbelkörper sind im Vergleich zu denen der Rumpffregion recht klein und an ihrem vorderen Ende am dicksten. Die Zwischenwirbelscheiben sind stark ausgebildet und gehen ohne Grenze in den Knorpel der Sacralrippen über. Ihre Differenzierung in Gelenkkopf und Gelenkpfanne bleibt auf einer gleich tiefen Stufe stehen wie am Halse.

Die Sacralrippen vermitteln in 3 Brücken die Verbindung mit dem Darmbein (Fig. 10). Die vorderste, etwas nach hinten gerichtete Sacralrippe ist die stärkste, die mittlere zieht gerade nach dem Ilium hinüber, die 3., eine dünne Spange, erscheint noch stärker nach vorn gebogen als die 1. nach hinten. Auffällig ist der Knorpelreichtum der, im ganzen betrachtet, recht lockeren Verbindung zwischen Ilium und Wirbelsäule. Die distalen Enden der knöchernen Abschnitte der 3 Sacralrippen bleiben ziemlich weit voneinander getrennt. Eine gemeinsame Knorpelmasse schließt sie an das Ilium an.

Was GERVAIS' Abbildung der Sacralregion anlangt, so ist sie zu klein und ungenau (vgl. Dorsal- mit Ventralansicht), als daß ein genauerer Vergleich mit meinem Befund ausgeführt werden könnte. Wie nahe er jedoch daran war, die Spangen zwischen den Sacralwirbeln und dem Ilium als Rippen zu deuten, möge folgendes Zitat beweisen, p. 214: „Il faut ajouter que les apophyses transverses des vertèbres sacrées qu'on pourrait aussi bien appeler des côtes sacrées<sup>1)</sup>, et par lesquelles ces vertèbres donnent attache à l'os des îles, ne sont pas seulement en rapport avec le corps de ces vertèbres, mais également insérées comme les côtes sur la base latérale externe de leurs neurapophyses et comme à cheval sur la double surface articulaire que présentent les vertèbres sacrées sur leur partie antéro-latérale.“

#### d) Die Schwanzwirbel (Taf. 31 Fig. 6 u. 7).

Am Schwanz zähle ich 17 Wirbel, alle von procölem Typ. Ein 18. Schwanzwirbel wird höchstwahrscheinlich dargestellt durch den Endteil des 17. Wirbelkörpers, der seinem Ansehen nach durch Verschmelzung zweier Wirbelkörper entstanden ist. Hierauf weist vor allem auch das kleine, nach hinten von dem oberen Bogenpaar des 17. Schwanzwirbels sitzende Knochenhöckerchen hin, das ich als Rest

1) Bei GERVAIS nicht gesperrt.



der oberen Bogen des 18. Schwanzwirbels betrachten muß. Gervais fand 18 und Bouleenger gibt ihre Zahl als 18—20 an. Nach dem Schwanzende zu werden sie immer weniger differenziert. Ihre oberen Bogen sind anfangs noch gut entwickelt, besitzen vordere und hintere Gelenkfortsätze, und ihre dorsale Vereinigungsfläche läßt bei den ersten noch eine Gliederung in zwei warzenartige Teilgebiete erkennen. Nach der Schwanzspitze hin schließen sich die oberen Bogen immer enger aneinander, die seitlichen wie auch dorsalen intervertebralen Löcher werden immer kleiner, was auch eine Folge davon ist, daß die Gelenkfortsätze nach hinten immer kürzer werden. Bei den letzten sind sie nur noch andeutungsweise vorhanden. Die anfangs bei den ersten Schwanzwirbeln breite dorsale Vereinigungsfläche der oberen Bogen wird bei den folgenden nach und nach zu einer schmalen, nach Art einer stumpfen Kante.

In der Schwanzwirbelsäule vollzieht sich wieder ein bemerkenswerter Stellungswechsel der oberen Bogen (Fig. 6). In ihrem vorderen Abschnitt sitzen sie intervertebral, bei den letzten ausgesprochen vertebral. Beide Zustände werden durch Übergänge verbunden.

Vom 5. Schwanzwirbel ab beginnt sich übrigens die Grenze zwischen oberen Bogen und Wirbelkörper zu verwischen. Im Schwanzende finden wir also einen Zustand, der in keiner anderen Region der Wirbelsäule mehr vorkommt: nahtlos mit den Wirbelkörpern verschmolzene obere Bogen. Es trifft somit für das Schwanzende von *Dermochelys* Hoffmann's Angabe 1890, p. 37, nicht zu, wonach bei den See- und Landschildkröten im Schwanz die oberen Bogen bis zum hohen Alter, wenn nicht zeitlebens, durch eine Knorpelnaht von den zugehörigen Wirbelkörpern getrennt bleiben sollen.

Die Wirbelkörper der Schwanzregion sind durch ihre Breite ausgezeichnet und durch mangelhaft differenzierte, dicke Zwischenwirbelscheiben voneinander getrennt.

Interessant ist das Verhalten der Schwanzrippen (Fig. 6 u. 7 *Sar*). Bei den ersten Wirbeln sitzen sie genau wie im Rumpfe an der Basis der Neurapophysen und ein wenig an dem oberen und vorderen Rande des Körpers, intervertebral. Nach hinten wandern sie allmählich auf ihre Körper, werden ganz unscheinbar, um schließlich bei den letzten Schwanzwirbeln vollkommen zu verschwinden. Die Rippen der 4 vordersten Schwanzwirbel bestehen aus Knorpelstäben, die ungefähr in ihrer Mitte einen rundlichen Knochenkern einschließen. Bei den folgenden 4 nimmt der Knochenkern Stäbchen-

form an. Diese Knochenstäbchen tragen an ihrem distalen Ende je eine kleine Knorpelepiphyse, welche nicht mit dem Knorpel am Grunde der Neurapophyse zusammenhängt, was bei den 4 vordersten Schwanzrippen der Fall ist. Beim 9. Schwanzwirbel ist die vertebrale Stellung der Rippen, die sehr kurze Stümpfe mit kleinem Knochenkern geworden sind, fast schon erreicht. Beim folgenden (10.) ist nur noch rechts ein Knochenkern ausgebildet, beim 11. überhaupt keiner mehr. Die Knorpelhöcker, welche hier die Schwanzrippen darstellen, stehen aber immer noch mit den Zwischenwirbelscheiben in Zusammenhang. Diese Verbindung ist beim 12. Wirbel aufgegeben und damit die ausgeprägte vertebrale Stellung des Rippenhöckers erreicht. Auch bei den folgenden Schwanzwirbeln finden wir noch kleine, mit winzigen Knorpelepiphyssen versehene Knochenzäpfchen an Stelle der Rippen, beim 14. und 15. nur noch sehr unbedeutende epiphysenlose Knochenhöckerchen; bei den beiden letzten Schwanzwirbeln sind derartige Gebilde jedoch nicht mehr deutlich nachweisbar.

Besonders bemerkenswert und interessant ist die Tatsache, daß an der Schwanzwirbelsäule von *Dermochelys* noch Reste von Intercentra, die Homologa von unteren Bogen, Gabelbeinen, Chevrons, nachgewiesen werden können (Fig. 6 u. 7 u. B). Am deutlichsten ausgebildet erscheinen sie beim 2. Schwanzwirbel, wo sie sich als ein Paar flache Knorpelkuppen dem ventralen und hinteren Rande des Körpers anfügen. Sie ließen sich aber leicht von ihrer Basis lösen. Eine Andeutung dieser paarigen Gebilde läßt ja auch schon der 1. Schwanzwirbel erkennen. Vom 3.—10. finden sich statt paariger Knorpelhöcker median gelegene, unpaarige. Beim 11., 12. und 13. war wegen einer kleinen Beschädigung nicht genau zu entscheiden, ob derartige Höcker ebenfalls vorhanden gewesen waren. Doch ist dies sehr wahrscheinlich, da am 14. Schwanzwirbel wieder ein deutliches Knorpelhöckerchen auftritt und am 15. und 16. an entsprechender Stelle ebenfalls eine kleine Vorwölbung des Knorpels sitzt. Bei der Schwanzwirbelsäule von *Dermochelys* bemerkt GERVAIS nichts über rudimentäre untere Bogen. Auch seine Abbildungen zeigen keine Andeutung derselben. Sie waren an dem von ihm bearbeiteten Skelet wahrscheinlich eingeschrumpft oder verloren gegangen.

Daß die in der Beschreibung als Intercentra, also als Reste unterer Bogen, bezeichneten Gebilde tatsächlich so gedeutet werden müssen, lehrt die vergleichende Betrachtung. Untere Bogen kommen

bei den Schildkröten in der Schwanzwirbelsäule meist nicht mehr vor. Sie sind aber recht gut ausgebildet bei *Chelydra serpentina* (vgl. CLAUS, 1876). Diese Art besitzt typische Gabelbeine im größten Teil ihres wirbelreichen Schwanzabschnittes. Wenn nun auch bei *Dermochelys* im Vergleich zu *Chelydra* nur rudimentäre untere Bogen vorhanden sind, so haben wir darin doch ein primitives Merkmal zu erblicken gegenüber den Cheloniiden, wo diese Gebilde ganz zu fehlen scheinen. Auch in der Länge des Schwanzes und der großen Wirbelzahl hat *Chelydra* einen ursprünglicheren Zustand bewahrt als *Dermochelys*, deren Schwanzskelet aber verhältnismäßig immer noch stärker entwickelt und daher primitiver ist als das von *Chelonia* oder *Thalassocheilus*.

BOULENGER (1889, p. 8) bemerkt für *Dermochelys*: „Chevron bones are absent.“ Demgegenüber ergab sich, daß zwar keine knöchernen unteren Bogen vorhanden sind, wohl aber rudimentäre knorpelige.

## 2. Der Schultergürtel (Taf. 32 Fig. 11).

Wie bei allen Schildkröten setzt sich der Schultergürtel von *Dermochelys* aus 3 Schenkeln zusammen, die von der Gelenkpfanne für den Gelenkkopf des Oberarmknochens nach drei verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Der gemeinsame Teil dieser 3 Äste, der Körper des Schultergürtels, besitzt in der Nähe der Gelenkpfanne keine halsartige Einschnürung, wie sie z. B. ganz ausgesprochen bei *Trionyx* vorkommt. Von seiner hinteren Fläche medial nach hinten entsendet der Körper das große Coracoid (Fig. 11 *cor*), von seiner vorderen die dorsalwärts zur Wirbelsäule aufsteigende Scapula (*scap*) und ventralwärts das mit seinem Gegenstück und der Bauchdecke in Verbindung tretende Procoracoid (*procor*).

Das Coracoid ist der größte Knochen des Schultergürtels. Es bleibt von den beiden anderen, die eine einheitliche Knochengabel bilden, durch eine Knorpelnaht getrennt. An seinem proximalen Ende erscheint es etwas verdickt, nach außen kehrt es eine ebene Fläche, nach innen eine stumpfe Kante, die sich auch bei *Protostega* und *Chelonia* an derselben Stelle vorfindet. Indem der Knochen sich nach hinten ganz wenig verbreitert und schließlich von einem mächtigen plattenförmigen, knorpeligen Supracoracoid fortgesetzt wird, erfährt er eine leichte Drehung um seine Längsachse, derart, daß die Endplatte vollkommen in der Wagrechten liegt. In der natürlichen Lage sind die distalen Enden der Coracoide soweit ge-



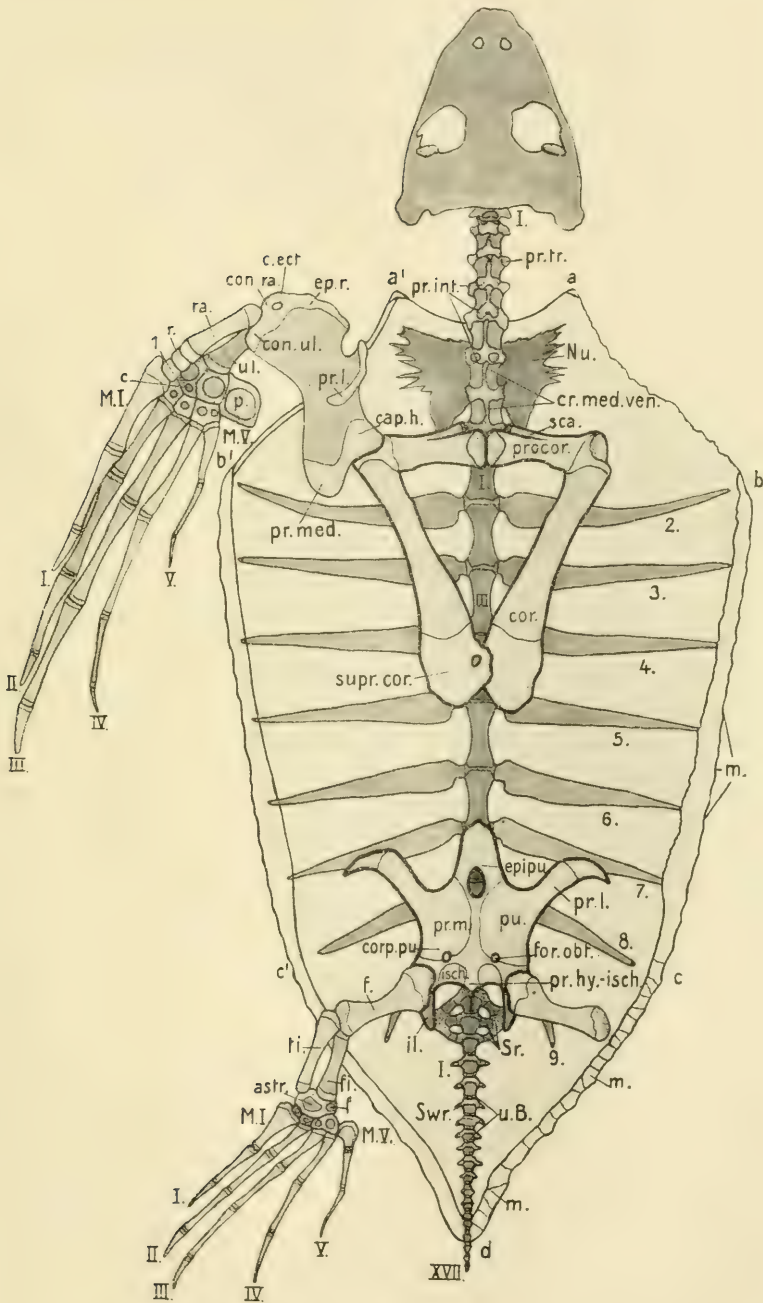


Fig. A. Übersichtsbild des Skelets von *Dermochelys coriacea* L.; etwa 1:9.  
Die knorpeligen Teile sind punktiert angegeben. Zu den Abkürzungen  
vergleiche Text und Tafelerklärung.

nähert, daß ihre Epiphysen sich teilweise überdecken. Das rechte Supracoracoid hat bei einer Länge von 8,5 cm eine Breite von 10 cm. Hervorzuheben ist, daß zwischen dem distalen Ende der Coracoide und dem Vorderrande des Beckens bei *Dermochelys* eine große Lücke besteht (vgl. Textfig. A), im Gegensatz zu dem Zustand bei *Eretmochelys* sowie auch bei *Protostega* und *Archelon* (vgl. WIELAND, 1909, p. 124) und anderen Schildkröten, wo der distale Rand der Coracoide, von denen zudem doch nur die knöchernen Teile erhalten sind, fast die Präpubica berührt. Dies dürfte mit der mehr gestreckten Form des Rumpfes bei *Dermochelys* in Zusammenhang stehen, wohl einer Anpassung dieses Tieres an die schwimmende Lebensweise.

Die beiden vorderen Äste des Schultergürtels schließen zwischen sich einen stumpfen Winkel ein. Die Scapula ist nur ein wenig länger als das Procoracoid und etwas weniger massiv. Sie sitzt mit breiter Basis am Körper des Schultergürtels und zeigt hier eine starke Abplattung in der Richtung von vorn nach hinten. Aber indem sie fast gerade nach der Wirbelsäule hinzieht, kehrt sich dieses Verhältnis um, so daß sie an ihrem distalen Ende seitlich abgeplattet erscheint. An das freie Ende des Schulterblattes schließt sich das ziemlich kleine, knorplige Suprascapulare an (*suprsc*). Es heftet sich mit Hilfe von Bandmasse in einer seichten Grube an, die am Hinterrande der Nackenplatte in dem Winkelfelde zwischen dem unpaaren medialen und dem großen seitlichen Zacken sich einstellt, nach vorn von der 1. Rippe.

Das kurze und kräftige Procoracoid erreicht die Bindegewebsschicht der Bauchseite vorn, am Innenrande des Plastrons an der Stelle, wo man das bei *Dermochelys* fehlende Entoplastron erwarten sollte (Taf. 30 Fig. 2\*). Es bietet einen rundlich-dreieckigen Querschnitt und geht am Grunde ebenfalls mit breiter Basis in den Körper des Schultergürtels über. Hier wird der kantige Querschnitt hauptsächlich durch einen starken Höcker hervorgerufen, der sich auf der hinteren Seite vorwölbt.

Die knorplige Epiphyse des Procoracoids (*supr.-procor*) übertrifft an Größe das Suprascapulare ganz bedeutend. Sie ergänzt das Procoracoid derart, daß dessen Endstück einem ungespaltenen Huf nicht unähnlich sieht.

Nach dem Humerus zu wird der Kopf des Schultergürtels von einer mächtigen, 2—3 cm dicken Knorpelmasse gebildet, welche die große Pfanne für das Caput humeri enthält.

Beide Procoracoide werden durch ein Band miteinander ver-

bunden, außerdem jedes mit dem Coracoid seiner Seite durch ein Ligament, HOFFMANN's Lig. coraco-claviculare.

Der Schultergürtel von *Dermochelys* macht nach GÉRYAIS' Abbildung einen etwas massiveren Eindruck als nach meinem Skelet. Sehr ungenau und schematisch wurden von ihm die knorpeligen Teile angegeben. Das gilt besonders für das Supracoracoid.

### 3. Die Vorderextremität.

#### a) Der Humerus (Taf. 32 Fig. 12—15).

Der Humerus ist ein kurzer, platter, aber ungemein kräftiger Knochen. Das proximale Ende gliedert sich in zwei Abschnitte, den Gelenkkopf des Humerus und den Processus medialis (FÜRBRINGER, HOFFMANN) oder ulnaris (OGUSHI). Der zum größten Teil aus Knorpel bestehende Gelenkkopf hat einen breit ovalen Umriß und paßt in die entsprechend konkave Gelenkgrube des Schultergürtels. Seine Längsachse steht senkrecht zur Breitfläche des Humerus. Der Gelenkkopf des Humerus wird von dem ebenfalls noch größtenteils knorpeligen Proc. medialis weit überragt. Etwas vor der Mitte seiner Länge zeigt der Humerus in einer halsartigen Einschnürung seine geringste Breite (Fig. 12). Der Proc. lateralis (FÜRBRINGER, HOFFMANN) oder Proc. radialis (OGUSHI) erfährt bei *Dermochelys* eine besondere Verstärkung und erscheint bemerkenswert weit von dem Caput humeri abgerückt. Er teilt den Humerus ungefähr in zwei gleiche Abschnitte. Sein Kamm besitzt einen Knorpelüberzug, der an seinem radialen Ende zu einer dreieckigen, stumpf abgerundeten Knorpelmasse anwächst (Fig. 14\*), aber am ulnaren ziemlich schwach entwickelt bleibt.

Distal vom Proc. lateralis (radialis) erfährt der Humerus eine zweite halsartige Einschnürung, um dann unmittelbar in das breite distale Ende überzugehen, das die Articulationsflächen für die Unterarmknochen aufweist. Dem Radius entspricht der Condylus radialis (HOFFMANN), Ectocondyle (WIELAND, 1906), der Ulna der Condylus ulnaris, Entocondyle. Diese beiden Condylen, welche durch eine deutliche Grube getrennt sind, nehmen der Breite nach ungefähr die Hälfte des distalen Humerusendes ein. Der übrige Teil wird von einem sehr großen Epicondylus radialis (Ectepicondyle) gebildet. Während der Humerus als Articulationsfläche für die Ulna an dem Condylus ulnaris eine Art Gelenkgrube darbietet (Fig. 14 u. 15<sup>+</sup>),



weist er für den Radius auf der Ventralseite des Condylus radialis eine gelenkkopfartige Vorwölbung auf (Fig. 13—15 \*). Zwischen Condylus radialis und Epicondylus radialis findet sich die Öffnung des Canalis ectepicondyloideus. Wie bei *Thalassochelys* beginnt dieser auf der Dorsalseite an der Grenze des Epiphysenknorpels und durchbohrt ihn schräg nach vorn, so daß die Öffnung auf der Ventralfläche vollkommen von Knorpel umgeben wird. Auf der Dorsalseite des Knochens führt eine seichte, in der Längsachse verlaufende Furche nach der Öffnung des Canalis ectepicondyloideus hin (Fig. 12). Bei dem von mir untersuchten Tier war also noch nicht der Zustand erreicht, den HAY, 1908, p. 16, folgendermaßen beschreibt: — „The ectepicondylar passage is a foramen wholly in the bone, about the middle of its width“ — ein Zustand, der wahrscheinlich eine Folge weiter fortgeschrittener Verknöcherung des Skelets bei sehr alten Tieren ist.

Der Humerus von *Dermochelys* hat sich infolge der hochgradigen Anpassung dieser Form an die schwimmende Lebensweise viel weiter als bei allen übrigen Seeschildkröten von der Urform des Schildkrötenhumerus entfernt (vgl. WIELAND, 1900a, und DOLLO, 1903). Er ist nicht allein der verhältnismäßig kürzeste, sondern auch breiteste bekannte Schildkrötenhumerus. Infolge der Abplattung erfuhren Gelenkkopf, Processus medialis und lateralis eine Verlagerung. „The head is turned downward and proximad into the plane of the bone, while the tuberosities are lifted into this plane each on its proper border of the bone. The radial tuberosity is carried along on the shaft of the bone until it has lost its connection with the head. It becomes divided into two parts one for the deltoid muscle, the other for the supracoracoid.“ Diese allgemeinen Angaben HAY's (1908, p. 9) über den Humerus der Seeschildkröten treffen auch für *Dermochelys* zu, nur ist bei dieser Form keine Zweiteilung des Proc. lateralis (radialis) zu beobachten (Fig. 12—15). Auch WIELAND (1900a) und DOLLO (1903) haben die besondere Form des *Dermochelys*-Humerus, insbesondere die außergewöhnliche Lage und Größe des Proc. lateralis (radialis), als eine Anpassung an die schwimmende pelagische Lebensweise betrachtet. DOLLO (1903) p. 828: „Ainsi, quand on passe de l'humérus chélique [von *Emys*, über den Humerus thallasique von *Chelonia*] à l'humérus parathalassique [von *Dermochelys*], — pour prendre les deux termes les plus caractérisés d'une même série — le développement et la

migration distale de la crête radiale sont une conséquence de l'adaptation à la vie pélagique.“

Auf GERVAIS' Abbildung ist der Humerus nach beiden Enden hin weiter verknöchert; besonders deutlich offenbart sich dies am Proc. medialis. Die Knorpelepiphysen sowohl der proximalen wie distalen Endfläche sind sehr unvollständig und schematisch angegeben. Sein Umrißbild des Humerus weicht insofern von dem meinigen ab, als es die geringste Breite des Humerus zwischen Proc. lateralis (rad.) und dem distalen Ende zeigt, während ich sie zwischen Proc. lateralis und dem proximalen Ende finde; dadurch erscheint der Humerus meines Exemplares noch viel gedrungener.

#### b) Die Knochen des Unterarmes (Taf. 32 Fig. 16).

Im Gegensatz zu *Chelonia* übertrifft der Radius die Ulna nur ganz wenig an Länge. Beide sind ungefähr nur halb so lang wie der Humerus. In der Mitte zeigt der Radius einen ungefähr kreisrunden Querschnitt; nach beiden Enden hin verdickt er sich ziemlich stark, um mit großen Knorpelepiphysen abzuschließen. Bei *Dermochelys* besteht zwischen Radius und Ulna am proximalen Ende keine engere Verbindung, wie sie z. B. bei *Thalassochelys* oder *Trionyx* vorkommt. Überhaupt ist das Gelenk, welches der Radius mit dem Humerus bildet, vollkommen getrennt von dem zwischen Ulna und Humerus. Die Knorpelepiphyse des Radius höhlt sich zu einer flachen Grube aus, in der eine Hervorwölbung der Humerusepiphyse spielt; umgekehrt zeigt der proximale Ulnaknorpel eine mehr gelenkkopfartige Bildung und paßt in eine entsprechende Gelenkgrube am Humerus (Fig. 16). Das distale Radiusende ist etwas weniger stark verdickt als das proximale. Seine Knorpelepiphyse zeigt die Gestalt eines flachen Gelenkkopfes, der in einer Gelenkgrube des Radiale spielt. Die Ulna erscheint in ihrem distalen Ende stark verbreitert. Eine stumpfe Kante teilt ihre Epiphyse in 2 Facetten, von denen die eine zu dem Intermedium, die andere zu dem Ulnare gehört. Das proximale Ulnaende ist weniger breit, dafür aber auch dicker.

Radiocarpal- und Ulnocarpalgelenk sind zwar völlig gesondert, wirken aber trotzdem im gleichen Sinne.

Abgesehen von der mangelhaften Wiedergabe der knorpligen Teile, gibt GERVAIS' Abbildung der Unterarmknochen zu keinen Bemerkungen Anlaß.

## c) Die Handwurzelknochen (Taf. 32 Fig. 17 u. 18).

Der Carpus (und auch der Tarsus) von *Dermochelys* zeichnet sich durch ganz besonderen Knorpelreichtum aus. Mit zunehmendem Alter scheint ja die Verknöcherung immer weitere Fortschritte zu machen, wie aus einem Vergleich meiner Figuren mit den von GERVAIS gegebenen hervorgeht, aber selbst bei sehr alten Lederschildkröten befindet sich im Carpus (und Tarsus) so viel Knorpel, wie es bei keiner anderen rezenten Schildkröte auf einer entsprechenden Entwicklungsstufe mehr angetroffen wird.

Beim erwachsenen Tier besteht der Handwurzelabschnitt aus 8, mit geraden Kanten aneinanderstoßenden Knorpelstücken, von denen eines keinen, aber zwei je zwei Knochenkerne enthalten, so daß insgesamt 9 Knochenkerne im Carpus zu zählen sind. Diese zeigen zwar eine verschiedene Größe, sie sind aber alle rundlich diskusförmig und erinnern, wie GERVAIS treffend bemerkt, an die Knochen der *Ichthyosaurus*-Flosse. Die Knochensubstanz dieser Kerne läßt bei ziemlich poröser Struktur einen strahligen Aufbau erkennen.

In der ersten Carpalreihe liegen, abgesehen von dem Pisiforme (Fig. 17 p), 3 Stücke: ein Radiale (r), ein durch Verschmelzung des Intermediums mit dem Centrale entstandenes Intermediocentrale ( $i + c$ ) und ein Ulnare (u). Wie bei *Thalassochelys* besteht das Radiale nur aus Knorpel. Es artikuliert außer mit dem Radius noch mit dem Intermediocentrale und Carpale 1. Gegen die Hohlhand springt es ziemlich stark vor. Das Intermediocentrale und Ulnare, die, abgesehen von dem Pisiforme, die größten Handwurzelknochen sind, bieten dem distalen Ende der Ulna eine breite Articulationspfanne. Bemerkenswert ist, daß der dem Intermedium zukommende Teil des Intermediocentrales seiner Größe nach dem Ulnare ungefähr gleich kommt.

Die distale Carpalreihe setzt sich aus 4 Stücken zusammen: Carpale 1, 2, 3 und den verschmolzenen Carpalien 4 + 5. Die Größenunterschiede zwischen den einzelnen Carpalien fallen nicht so sehr auf wie z. B. bei *Chelonia* und *Thalassochelys*. Die 3 ersten sind ungefähr gleich groß, am stärksten ist das 4., am schwächsten das 5. Die 5 Carpalien bieten den Metacarpalien Articulationsflächen. Metacarpale I und V nehmen nun insofern eine Sonderstellung ein, als sie deutlich mit je 2 Carpalien artikulieren. Metacarpale I verbindet sich mit Carpale 1 und 2, Metacarpale V mit Carpale 5 und einem Abschnitt des damit verwachsenen Carpale 4. Metacarpale II heftet sich an



die von Metacarpale I noch freigelassene Vorderfläche von 2, articuliert aber auch noch ganz wenig mit 3, Metacarpale III mit 3 und im geringen Grade mit 4, Metacarpale IV allein verbindet sich ausschließlich mit einem Carpale, dem 4.

Das größte Element im Carpus von *Dermochelys* ist das Pisi-forme, CUVIER's „os hors de rang“, Os accessorium carpi GEGENBAUR's, ein platter, an der Ulnarseite der Hand sitzender Skeletteil, der sich in den vom Ulnare und Carpale 4 + 5 gebildeten Winkel einfügt, aber weit mehr mit dem Ulnare articuliert als mit Carpale 4 + 5. Es berührt aber auch noch mit einem seitlich gerichteten Fortsatz seiner proximalen Knorpelspitze die Epiphyse der Ulna. Die starke Entwicklung des Pisiformes hängt wohl mit der weitgehenden Umbildung der Hand in ein Ruderorgan zusammen.

Besondere Beachtung verdient das mit dem Intermedium verschmolzene Centrale (Fig. 17 c). Es besteht wie bei *Thalassochelys* keine Berührung zwischen Centrale und Radiale, während bei *Chelonia mydas* beide eine kleine Grenzfläche gemeinsam haben.

GERVAIS entging aus den früher angegebenen Gründen, daß ein knorpliges Radiale vorhanden ist, ebenso wie ihm das Vorhandensein eines Intermediocentrales und die Verschmelzung von Carpale 4 und 5 verborgen blieb. Doch beschrieb er die Lage des dem Centrale oder, wie er es nannte, „os intermédiaire“, zugehörigen Knochenkernes ganz richtig.

HOFFMANN bemerkt 1890, p. 45, folgendes über den Carpusbau von *Dermochelys*: „Im hohen Grade merkwürdig ist die Gattung *Sphargis*. Hier besteht derselbe nur aus 8 Stücken (vgl. tab. 10, fig. 9). In der ersten Reihe liegen drei Stücke, von denen eines dem Radius angefügt ist, das Radiale, während ein zweites an die Ulna stösst und somit das Ulnare repräsentirt, ein drittes aber, von diesen beiden, wie von den Vorderarmknochen begrenzt, wohl ohne Zweifel dem Intermedium entspricht. Von einem Centrale ist dagegen nichts zu sehen, es scheint vollständig zu fehlen.<sup>1)</sup> An einem Längsschnitt durch den Carpus einer *Sphargis*, wo die Verknöcherung in diesen drei Stücken eben angefangen hatte, während die übrigen Carpusstücke noch vollkommen in knorpeligem Zustand verharrten, liess sich in jedem dieser drei Knorpelstücke nur je ein Knochenkern nachweisen, welcher bei allen fast genau

1) Bei HOFFMANN nicht gesperrt.

die Mitte jedes Stücks einnahm.<sup>1)</sup> Ich glaube daher berechtigt zu sein, anzunehmen, dass bei *Sphargis* das Centrale vollkommen verschwunden ist.“

Die Tatsache aber, daß die knorpeligen Carpalia der 2. Reihe des von HOFFMANN untersuchten Stückes ja auch noch keine Knochenkerne enthielten, dann die besondere Gestalt (vgl. HOFFMANN's Figur tab. 10) des von ihm für das Intermedium gehaltenen Knorpels und schließlich GERVAIS' Arbeit, in der ein zweifelloses Centrale beschrieben und abgebildet ist, hätte HOFFMANN von der allzu bestimmten Behauptung, wonach *Dermochelys* ein Centrale fehle, ein Zustand, den er selbst als einzigartig dastehend bei den Cheloniern bezeichnen muß, bewahren dürfen. Wie schon beschrieben (S. 457), ist bei *Dermochelys* tatsächlich ein knöchernes Centrale vorhanden.

Den Gegensatz zwischen GERVAIS' und HOFFMANN's Darstellung suchte RABL (1910, Anm. No. 12, p. 198) in folgender Weise zu überbrücken: „Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass ursprünglich ein getrenntes knorpeliges Centrale vorhanden war, das später mit dem Intermedium verschmolz. In dem dadurch entstandenen einheitlichen Knorpel dürften dann später zwei Knochenkerne auftreten, von denen der eine dem Intermedium, der andere dem Centrale entspricht. So erklärt sich mir die Beobachtung GERVAIS' und ihr scheinbarer Widerspruch mit derjenigen HOFFMANN's in sehr ungezwungener Weise.“ Diese von RABL ausgesprochenen Vermutungen können unmöglich das Richtige treffen. Mit demselben Rechte, wie RABL für das Centrale annimmt, daß es im primitiven Zustande

1) In der Bemerkung, daß in den 3 proximalen Carpalien, dem Radiale, Intermedium und Ulnare, eben erst die Verknöcherung angefangen habe, dürfte insofern ein Irrtum enthalten sein, als das Radiale auch bei sehr alten Tieren noch keinen Knochenkern enthält und wahrscheinlich niemals mehr einen solchen ausbildet. Darauf scheint mir der Umstand hinzudeuten, daß bei dem von mir untersuchten erwachsenen Exemplar das Innere des Radiales nicht aus massivem, sondern von zahlreichen Kanälen durchsetztem Knorpel bestand. Dann ist das noch aus dem Grunde sehr wahrscheinlich, weil sowohl bei dem großen von GERVAIS untersuchten wie bei dem ebenfalls sehr großen im British Museum zu London aufgestellten und von RABL näher besichtigten Skelet ebenfalls kein dem Radiale zugehöriger Knochenkern festzustellen war. Auch bei diesen Tieren muß das Radiale noch völlig knorpelig gewesen sein. An den trockenen Skeleten ließ es sich deshalb nicht mehr nachweisen.

Wohl dürfte aber bei HOFFMANN's Exemplar außer in dem Intermedium und Ulnare auch in dem Pisiforme ein Knochenkern sich gerade habe bilden wollen.

rein knorplig gewesen sei und erst sekundär einen Knochenkern ausgebildet habe, könnte man dasselbe auch für die Carpalia der 2. Reihe, die ja nach HOFFMANN's Angaben gleichfalls noch völlig knorplig waren, behaupten. Warum sollte das Centrale eine derartige Sonderstellung gegenüber den übrigen Carpus-elementen einnehmen, wie sie RABL ihm einräumt? Meiner Ansicht nach, gestützt auf die Untersuchung des Carpus eines kürzlich ausgeschlüpften Tieres, liegen die Verhältnisse ganz einfach so, daß die verschiedenen Carpalelemente in verschiedener Reihenfolge ossifizieren und zwar in der Weise, daß der Beginn der Knochenbildung bestimmt ist durch die Größe des betreffenden Skeletstückes. Die größten Carpus-elemente bilden zuerst ihren Knochenkern aus; es sind das bei *Dermochelys* Pisiforme, Ulnare und Intermedium, dann kommt das nächstgrößere Stück Carpale 4, dann etwa gleichzeitig 3 und 2, und zuletzt folgen die kleinsten Carpusteile, das Carpale 5 und das Centrale. Das Radiale aber kommt, wie man unbedenklich behaupten darf, nicht mehr dazu, einen Knochenkern auszubilden, eine Eigentümlichkeit, die als sekundär erworben betrachtet werden muß.<sup>1)</sup>

Meine eigene Untersuchung des Carpus einer jungen *Dermochelys* gibt mir Anlaß zu einigen Bemerkungen, die nunmehr folgen mögen. Die Formverhältnisse der einzelnen Elemente zeigen eine auffallende Ähnlichkeit mit den beim erwachsenen Tier festgestellten (vgl. Fig. 17 u. 18). Der hervorstechendste Unterschied liegt wohl darin, daß Pisiforme und Ulna beim Embryo durch einen großen Abstand getrennt sind, beim erwachsenen aber sich berühren. HOFFMANN's schon erwähnte Schnittabbildung durch den Carpus einer jungen *Dermochelys* scheint die Verhältnisse nicht ganz richtig wiederzugeben, vor allem sind — was schon RABL vermutete — Intermedium und Ulnare zu kurz, der ganze Carpus daher verhältnismäßig zu breit. Besonders interessant ist aber die Tatsache, daß ich das knorplige Centrale durch eine sehr deutliche Grenze von dem Intermedium geschieden fand, ebenso wie sich Carpale 4 und 5

1) Es ist ganz interessant, daß die Reihenfolge, in welcher bei *Dermochelys* die Knochenkerne in den Carpalien der 2. Reihe auftreten, sich fast deckt mit der Reihenfolge, in der nach RABL's Untersuchungen bei *Chelonia* und *Emys* die erste gewebliche Differenzierung derselben während der Embryonalentwicklung erfolgt. Aus RABL's Abbildungen dürfte sich folgende Reihenbildung ergeben: 4, 3, 5, 2, 1. Für *Dermochelys* glaube ich die Reihenfolge des Auftretens der Knochenkerne in den Carpalien der 2. Reihe (beurteilt nach der Größe der Knochenkerne) durch folgende Zahlenreihe ausdrücken zu können: 4, 3, 2, 5, 1.



noch gesondert zeigten. Die Grenzlinie zwischen Centrale und Intermedium geht nun nicht, wie man nach den beim erwachsenen Tier herrschenden Formverhältnissen erwarten sollte, von der vorspringenden Ecke des Ulnares nach der gleichfalls vorspringenden Ecke von Carpale 2, sondern folgt dem Unterrande des Intermedium-Knochenkernes, um sich, immer undeutlicher werdend, nach der radialen Seite hin zu verlieren. Schon dieser Befund machte es wahrscheinlich, daß der schmalere radiale Teil des Centrales einem zweiten Centrale entspreche. Die Untersuchung der Carpen beider Vorderextremitäten von der Unterseite ergab nun tatsächlich, daß eine sehr feine, aber mit unbewaffnetem Auge schon deutlich wahrnehmbare Grenze zwischen beiden Knorpelregionen vorhanden war. Sie zog von der vorspringenden Ecke des Carpale 2 gerade hinüber zu der Grenzlinie zwischen Intermedium und Centrale. *Dermochelys* besitzt also von Haus aus zwei Centralia, ein Ergebnis, das uns mit Gewißheit zeigt, wie das Fehlen eines zweiten Centrales bei der erwachsenen Lederschildkröte und dann wohl auch bei den Cheloniiden auf Rückbildung beruht. Wir werden hierauf im allgemeinen Teil, bei der Besprechung von RABL'S Ansichten über den Carpus der Schildkröten, zurückzukommen haben.

#### d) Die Metacarpalia und Phalangen.

Von den 5 Metacarpalien ist das 4. am längsten. Dann folgt das 3., 2., 1. und zuletzt 5. Bemerkenswert ist, daß 1 größer ist als 5, statt umgekehrt wie bei den Cheloniiden. Die Längsachsen der 3 mittleren sind ungefähr parallel gerichtet, die des 1. und 5. etwas ulnarwärts abgebogen. Das Metacarpale des Daumens nähert sich dadurch der Mittelachse der Hand, während das des 5. Fingers sich von ihr entfernt. An Dicke übertrifft das 1. weit alle übrigen Metacarpalia. Es schmiegt sich unmittelbar der am Vorderrande der Flosse sehr stark entwickelten Bindegewebsschicht an. Als besondere Verstärkung dieses Vorderrandes ist wohl auch der große, stumpfe Knorpelfortsatz aufzufassen, welcher von der proximalen Epiphyse ausgeht und, mit der Außenseite von Carpale 1 articulierend, bis fast zum Radiale hinaufreicht. Nach der Mitte zu verschmälert sich das Metacarpale I ziemlich rasch und zwar so, daß der radiale Rand viel weniger konkav erscheint als der ulnare. Das distale Ende ist viel schmaler als das proximale. Metacarpale II und III sind fast vollkommen symmetrisch gebildet, in der Mitte im Querschnitt bei-

nahe rund und nach den Enden zu gleichmäßig verbreitert. Dasselbe gilt von Metacarpale IV, nur ist dieses noch durch eine leichte Biegung ausgezeichnet, deren Konkavität nach dem radialen Flossenrand sich öffnet. Am schwächsten entwickelt zeigt sich Metacarpale V. In seiner Form erinnert es noch am ersten an Metacarpale I. Es ist ein ziemlich platter Knochen, der, proximal am breitesten, allmählich in eleganter Schweifung in das distale Ende übergeht.

Die Zahl der Phalangen beträgt bei dem von mir untersuchten erwachsenen Tier und beim Jungen vom Daumen aus gezählt 2, 3, 3, 3, 2. GERVAIS gibt an 2, 3, 3, 3, 3. Da aber RABL an dem im British Museum zu London sich befindenden Skelet ebenfalls 2, 3, 3, 3, 2 feststellte und GERVAIS beim jungen Tier beiderseits am 5. Finger nur 2 Phalangen abbildet, so scheint diese Zahl die normale zu sein. Der 3. Finger ist weitaus der längste, dann folgte der 2., 4., 1. und zuletzt der 5.

Die kurzen Endphalangen tragen keine Krallen mehr. Diejenige des 4. Fingers besaß eine ganz kleine, die des 5. eine etwas größere Knorpel-epiphyse am freien Ende. Die übrigen Phalangen weisen im großen ganzen dieselbe Gestalt auf wie die Metacarpalia. Die Gelenke zwischen den Phalangen untereinander wie auch zwischen Metacarpalien und Phalangen sind fast eben. Die Knorpel-epiphysen der distalen Enden bilden ganz flache Gelenkköpfe, die proximalen Knorpel-epiphysen der folgenden entsprechende Gelenkpfannen. Die Beweglichkeit zwischen den einzelnen Gliedern kann nicht groß sein, da die Phalangen fest in einer dicken Schicht äußerst zähen und elastischen Bindegewebes verpackt sind.

Funktionell bilden die 3 ersten Finger eine Einheit. Sie stützen vorwiegend den radialen Rand der Flosse und sind daher eng aneinander geschlossen.

Der 4. und 5. Finger haben hauptsächlich den ulnaren Rand der Flosse zu verstärken, wie besonders aus der Stellung der Endphalangen dieser Finger sich ergibt. Etwas Ähnliches tritt uns an der Hand von Mosasauriern (*Platecarpus abruptus*) entgegen, wo der 5. Finger weit abgespreizt erscheint. Vgl. ABEL (1912), p. 160, fig. 105.

Beim jungen Tier fand ich im Gegensatz zum Carpus die Metacarpalia und Phalangen fast ebensoweit verknöchert wie beim erwachsenen. Bemerkenswerte gestaltliche Unterschiede ergab ein Vergleich nicht. Aber in der Stellung der Metacarpalia und Finger zueinander zeigte das junge Tier noch primitivere Verhältnisse als das alte. 4. und 5. Finger ließen zwar schon eine deutliche Ab-

lenkung nach dem ulnaren Flossenrande hin erkennen, aber die 3 ersten waren noch nicht in so ausgeprägter Weise am radialen Flossenrande zusammengedrängt.

Im Metacarpal- und Phalangengebiet scheinen die Cheloniiden ursprünglicher zu sein als *Dermochelys*. Sie stimmen in dieser Hinsicht auch viel besser mit den Protostegiden überein als *Dermochelys*. Dieser Befund wird leicht verständlich im Hinblick auf die ausgesprochen pelagische Lebensweise von *Dermochelys*, welche besonders den Bau der Vorderextremität beeinflussen mußte. Infolgedessen hat sich der Arm von *Dermochelys* in mancher Hinsicht auch viel weiter vom Urzustand entfernt als der von Cheloniiden und Protostegiden. Als solche Anpassungscharaktere sind anzusehen die Kürze, Breite und Abplattung des Humerus, die Verkürzung des Unterarms, die mächtige Entwicklung des Pisiformes und die unvollkommene Verknöcherung des Carpus, die bedeutende Verlängerung der Finger (Metacarpale I wird länger als Metacarpale V), der Verlust der Krallen an den Endphalangen, die besondere Stellung der Finger, ihre Ausbreitung in einer Ebene und Einpackung in die zähe Bindegewebsmasse der Ruderplatte, wodurch die Bewegungsmöglichkeit der Finger nach den Seiten hin fast unmöglich gemacht wurde und auch die tiefe Stufe der Gelenkbildung zwischen den Fingergliedern eine Erklärung findet. Als Anpassung an die Schwimmfähigkeit der Vordergliedmaßen erscheint bei *Dermochelys*, wie bei anderen Meeresschildkröten auch, die Lage der Hand in einer fast senkrechten Ebene.

#### Der Beckengürtel (Taf. 33 Fig. 19—21).

Der Beckengürtel von *Dermochelys* ist etwas schwächer ausgebildet als derjenige von *Chelonia*. Von seinen 3 Komponenten ist das Pubicum (*pu*) der Größe nach weitaus der bedeutendste. Es beginnt am Acetabulum (Fig. 19 *acet*) mit einem kurzen, im Querschnitt stumpf-dreieckigen Corpus pubis (Fig. 19 *corp. pu*) und erweitert sich medianwärts unmittelbar in einen breiten, beilförmigen Fortsatz, den Processus medialis (*pr. m*) (Entopubis, BAUR, 1891). Von der Dorsalseite betrachtet erscheint dieser Fortsatz gewölbt. Lateralwärts geht die Pubis in einen großen Proc. lateralis (*pr. l*) (Ectopubis, BAUR) über. Das freie Ende der Ectopubis trägt eine Knorpel-epiphyse in Gestalt eines mit breiter Basis aufsitzenden, in sanfter Biegung caudalwärts sich zuspitzenden Knorpelhornes (Präpubis, WIEDERSHEIM). An seiner Basis ist der Knorpel 2 cm dick.



Durch einen ziemlich breiten medianen Knorpelstreifen werden rechte und linke Entopubis voneinander getrennt. Als Fortsetzung dieses Streifens nach vorn hin, in die Schambeinfuge, finden wir eine mächtige, knorplige Epipubis (*epipu*) mit einem großen lang ovalen Loch an ihrem Grunde (Fig. 19 u. 20 \*). Von der Mitte dieses Loches bis zum Vorderende der Epipubis maß ich 7 cm. Infolge dieses Foramens hat die Epipubis an ihrer Basis zwei kräftige Äste, die etwas ventral (Fig. 21) und medialwärts (Fig. 19) gerichtet sind und nach ihrer Vereinigung eine auf ihrer Unterseite etwas ausgehöhlte, schwach dorsalwärts aufsteigende und vorn fast rechtwinklig abgestutzte Platte bilden (Fig. 19 u. 21).

Die Ischia sind bei *Dermochelys* kleine, nur an der hinteren Seite ihres Umfangs nicht von Knorpel umgebene Knochenplatten, fast ebenso breit wie lang. Indem die Pubica sich in einem stumpfen, nach der Ventralseite zu offenen Winkel zusammenneigen, gleichzeitig aber auch in der Richtung von vorn nach hinten, so daß die konkave Seite ventralwärts zeigt, krümmen und nun die Ischia diese Wölbung fortsetzen, bietet das Becken von *Dermochelys* von der Unterseite betrachtet den Anblick einer tiefen Schüssel. Die beiden Ischia sind median durch einen ziemlich breiten Knorpelstreifen verbunden. Nach der Bauchseite zu geht dieser Knorpel in eine stumpfe Kante über (Fig. 19), die nach hinten einen kurzen Fortsatz, den Processus hypoischiadicus (*pr. hy. ischi*), bildet. Infolge der sehr breiten (über 5 cm), aber äußerst kurzen knorpligen Ischiopubicalbrücke von *Dermochelys* bleiben nur zwei sehr kleine Foramina obturatoria offen (Fig. 19 u. 20 *for. obt*). *Dermochelys* unterscheidet sich hierin von Cheloniiden, bei denen (HOFFMANN, 1890, BAUR, 1891) die beiden großen For. obt. durch einen schmalen Knorpelstrang geschieden sind; die Protostegiden zeigen einen vermittelnden Zustand (vgl. WIELAND, 1909).

Das Ilium erscheint als ein kurzer Knochenstab, der mit breit ovaler Basis an dem allen 3 Beckenknochen gemeinsamen Knorpel des Acetabulums (*acet*) aufsitzt, sich allmählich verjüngt, zunächst ziemlich steil dorsalwärts und nach hinten strebt, um mit seinem letzten Drittel sich verschiedener nach hinten zu wenden und mit den Sacralrippen in Verbindung zu treten. Die innere Fläche des Iliums legt sich dabei unmittelbar an den großen Epiphysenknorpel der Sacralrippen an, eine Vereinigung, die noch durch Bindegewebe verstärkt wird. Außerdem dient aber auch noch der dem freien Ende des Iliums aufsitzende Epiphysenknorpel der Befestigung mit den

Sacralrippen; er überdeckt kappenartig den Knorpel der Sacralrippen, ohne jedoch mit diesem zu einer zusammenhängenden Masse zu verschmelzen. — Erwähnen will ich noch, daß den Enden des Iliums auf der Bindegewebsschicht des Rückens flache Gruben entsprechen, in denen sie wie ein Gelenkkopf in einer Gelenkpfanne darinsitzen.

Bei dem Acetabulum nähern sich Ischium, Pubis und Ilium nur so weit, daß eine durchschnittlich 1 cm breite, mächtige Knorpelmasse ihre Verbindung herstellt und für den Gelenkkopf des Femurs die Pfanne abgibt. Diese Gelenkhöhle schaut wie bei *Thalassochelys* mehr nach hinten, weniger nach der Seite, wie es z. B. bei *Trionyx* der Fall ist. Ihr nach unten gelegener, dem Pubicum und Ischium zugehöriger Abschnitt ist breiter als der oben gelegene, von dem Ilium begrenzte Teil.

GERVAIS' Abbildung des Beckens von *Dermochelys* weicht von der meinigen ab, sowohl in der Wiedergabe der Formverhältnisse der knöchernen wie der knorpeligen Teile, welche letztere von ihm ganz schematisch und zum Teil auch falsch ergänzt wurden. Die Verschiedenheiten in den knöchernen Teilen erklären sich zum Teil wohl daraus, daß GERVASIS' Exemplar ein viel stärker verknöchertes Becken besaß, zum Teil auch aus individuellen Verschiedenheiten zwischen beiden Tieren. So hätten z. B. die Foramina obturatoria an dem von mir untersuchten Becken auch bei fortschreitender Verknöcherung niemals so groß werden können, wie sie GERVASIS fand, da bei meinem Exemplar die Körper der Schambeine verhältnismäßig viel breiter sind. Überhaupt erscheint nach meinem Befund das Becken von *Dermochelys* viel gedrungener, als GERVASIS es abgebildet hat.

Was die knorpeligen Teile anlangt, so ergänzt GERVASIS die Epipubis als eine breit ovale Platte ohne Foramen am Grunde. Da ich nun am jungen Tier auch kein derartiges Loch in der Epipubis feststellen konnte und dasselbe in der Literatur ebenfalls keine Erwähnung findet, so ist es wahrscheinlich, daß in dieser Durchlöcherung eine individuelle Eigentümlichkeit vorliegt. Die Epiphysen der Ectopubica ergänzte GERVASIS als gerade nach vorn gerichtete zungenförmige Platten. Ich finde sie in Gestalt sanft gebogener Knorpelhörner, deren Spitze mehr nach hinten als nach vorn zeigt.

Bezüglich der Frage, ob die knorpelige Beschaffenheit der Ischiopublicalbrücke bei *Dermochelys* ein primitives Merkmal sei oder nicht, weist HAY (1908, p. 21) darauf hin, daß bei den Amphichelydia

*Emydidae* und *Testudinidae* diese Zone aus Knochen besteht. Bei Amphibien und älteren Reptilien sei zwar die Ischiopubicalbrücke zweifellos knorplig gewesen, aber gerade der Umstand, daß die phylogenetisch sehr alten triassischen Amphichelydia eine knöcherne Ischiopubicalbrücke besaßen, mache wahrscheinlich, daß der knorplige Zustand derselben bei den rezenten Seeschildkröten einen sekundären Zustand darstelle. Dieser Auffassung HAY's kann ich auch noch aus dem Grunde zustimmen, weil mir in dem Nichtverknöchern der Ischiopubicalbrücke des in seiner Gesamtheit rückgebildeten Seeschildkrötenbeckens ein analoger Fall vorzuliegen scheint zu dem überaus hohen Knorpelgehalt des *Dermochelys*-Skelets, einer Eigentümlichkeit, die ebenfalls als Begleiterscheinung der schwimmenden Lebensweise bezeichnet wurde. Bei den Cheloniiden insbesondere läßt die Schwächigkeit der Ischiopubicalbrücke diese unmittelbar als in Rückbildung begriffen erscheinen. — Hintere Fortsätze der Ischia gingen sekundär dem *Dermochelys*-Becken verloren, das sich darin also ebenso verhält wie das Protostegiden- und Cheloniidenbecken. Die an das Becken primitiver Reptilien erinnernde Plattenform, die Folge der kleinen Foramina obturatoria, des *Dermochelys*-Beckens ist vielleicht doch nicht ursprünglich. Die großen For. obt. der Cheloniiden sind jedoch sicher sekundär.

## 5. Die Hinterextremität.

### a) Der Oberschenkelknochen (Taf. 33 Fig. 22 u. 23).

Das proximale verdickte Ende des Femurs von *Dermochelys* gliedert sich in drei Fortsätze, von denen der größtenteils knorplige Gelenkkopf am meisten in die Augen fällt (Fig. 22 *cap. f*). Der Hals des Caput femoris ist nur ganz schwach ausgebildet. Die gerade Fortsetzung der Achse des Femurs bildet ein zweiter, mehr dorsal gelegener stumpfer Vorsprung, der Trochanter major (*tr. ma*). Er ist von dem Gelenkkopf nur durch eine seichte Furche getrennt. Etwas tiefer ist die Einsenkung zwischen dem Gelenkkopf und dem dritten, mehr ventral gelegenen Vorsprung, dem Trochanter minor (*tr. mi*). Die beiden Trochanteren werden durch Knorpelkuppen repräsentiert, die untereinander zusammenhängen. Wie bei *Trionyx* und *Thalassochelys* findet sich am Grunde des Gelenkkopfhalses und in der Mitte zwischen den beiden Trochanteren eine muldenartige Vertiefung, die BOJANUS als Fossa trochanterica bezeichnete. In der Mitte erscheint das



Femur am dünnsten, nach dem distalen Ende zu geht es in eine stark erweiterte Endfläche über, die eine große knorpelige Epiphyse trägt. Diese wölbt für Tibia und Fibula 2 Gelenkhöcker zur Articulation vor, den nach der Innenseite zu gelegenen Condylus tibialis (Fig. 22 *con. ti*) und den etwas kleineren Condylus fibularis (Fig. 22 *con. fi*). GERVAIS gibt eine Ansicht des Oberschenkelbeines, von der Innenfläche gesehen, entsprechend meiner Abbildung 23. Aus seiner Figur ist jedoch nicht zu ersehen, wieviel Knorpel noch vorhanden war. Sie stellt das Femur etwas massiver dar, als es nach meinem Befund sich ergibt, an den Enden stärker verdickt, besonders am proximalen. Der Trochanter major zeigt eine mächtigere Ausbildung, und das auffallend kleine Caput femoris hat Kugelform.

Das Femur von *Dermochelys* ist zwar stark verkürzt, hat aber eine weniger weitgehende Umgestaltung erfahren als der Humerus. Aber doch läßt sich, wie schon DOLLO (1901 u. 1903) bemerkt hat, für das Femur der Meeresschildkröten ein ganz entsprechender phylogenetischer Entwicklungsgang nachweisen, wie ihn auch der Humerus durchgemacht hat. Er schreibt p. 831: „On assiste, alors, en passant du premier [fémur chélique de *Chelydra*] (primitif) au second [fémur thalassique de *Chelone*] (spécialisé), — non pas tant à une migration distale de la crête tibiale (= petit trochanter, homodynamie de la crête radiale), qui descend, cependant, un peu, — qu'à un refoulement (en arrière de la tête du fémur) de la crête péronéale (= grand trochanter), de moins en moins séparée de la crête tibiale, — et à une réduction de la fosse inter-trochantérienne, rejetée sur le bord interne de l'os. Sans parler de la diminution de la longueur du fémur: d'abord égal (*Emys*), ou même plus long (*Chelydra*) que l'humérus, il finit (*Chelone*, *Dermochelys*) par ne plus en former les deux tiers.“

#### b) Die Knochen des Unterschenkels (Taf. 33 Fig. 24).

Die Tibia (*ti*) ist, was allgemein für die Schildkröten gilt, stärker als die Fibula (*fi*). Ihr proximales Ende hat im Querschnitt den Umriss eines stumpfwinklig gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis der Fibula zugekehrt ist. Der Epiphysenknorpel zeigt an der Ecke, die der Hohlhand zu liegt, und zwar auf der inneren, fibularen Seite dieses Abschnittes, eine flache Grube zur Aufnahme des Condylus tibialis femoris (Fig. 24 +). Das Distalende der Tibia ist weniger verdickt als das proximale und rundlich im Querschnitt. Wie bei *Thalassochelys* findet sich auch hier ein allerdings vollkommen knorp-

liger Malleolus medialis, der hinten auf der tibialen Seite der Fußwurzel sich dem Astragaloscaphoideum anfügt. Das übrige Gelenk zwischen Tibia und diesem Tarsale proximale ist ganz flach, die Epiphyse der Tibia nur wenig gewölbt, das Tarsale mit einer entsprechenden Pfanne versehen. Von den drei Kanten, die am proximalen Ende der Tibia bemerkbar sind, reicht diejenige, welche dem zwischen Tibia und Fibula gelegenen Spatium interosseum zugekehrt ist, am weitesten nach dem distalen Ende hin. Sie hört erst im letzten Drittel der Tibia auf mit einer deutlich hervorspringenden Rauigkeit (Fig. 24 \*), welche dem Ligamentum interosseum cruris zum Ansatz dient.

Die Fibula hat etwas andere Gestalt als die Tibia, vor allem ist sie platter und am distalen Ende am stärksten verdickt. Ihr proximales Ende wird durch eine fast halbkuglige, mit einer Gelenkpfanne für den Condylus fibularis femoris versehene Epiphyse ergänzt. Das distale Ende der Fibula articuliert mit dem die beiden Knochenkerne der ersten Tarsusreihe gemeinsam umschließenden Knorpelstück. An dem proximalen Ende ist eine rauhe, nach dem Spatium interosseum gekehrte Kante bemerkbar, die für das Ligamentum interosseum cruris bestimmt ist. Im Gegensatz zur Tibia findet sich bei der Fibula am distalen Ende kein Malleolus. GERVAIS' Abbildung der Unterschenkelknochen von *Dermochelys* gibt keine Veranlassung zu besonderen Bemerkungen.

#### c) Der Tarsus (Taf. 33 Fig. 25 u. 26).

Die Tarsalia sind, wie die Carpalia, in zwei Reihen angeordnet. Die erste wird dargestellt durch einen großen Knorpel, der zwei Knochenkerne umschließt. Der kleinere dieser Kerne entspricht dem Fibulare (*fi*), Calcaneus. Nach dem Handrücken kehrt er eine kugelförmig gewölbte, nach der Hohlhand eine kreisförmige plane Fläche, von denen die letztere nicht überknorpelt ist. Der größere Knochenkern und der zugehörige Knorpel enthalten das Tibiale, das Intermedium und vermutlich auch das Centrale. GEGENBAUR nennt dieses Tarsuselement Astragaloscaphoideum (*astr*); RABL hat dafür die Bezeichnung Tritibiale in Vorschlag gebracht, welche den Vorzug größerer Kürze für sich hat. Der Knochenkern des Astragaloscaphoideums (Tritibiales) besitzt den Umriß eines unregelmäßigen Fünfecks, dessen eine Ecke nach dem Spatium interosseum gerichtet ist. Nach der Tibia zu verdickt er sich ziemlich bedeutend, was besonders bei Betrachtung der Hohlhand gut

hervortritt. Der Rand ist aufgeworfen und springt derart vor, daß die Dorsalfläche schwach schüsselförmig ausgehöhlt ist. Bezüglich der Articulation des Tarsus mit dem Unterschenkel ist noch zu bemerken, daß die Fibulaepiphyse sich mit stumpfer Kante in den Winkel einfügt, der zwischen Fibular- und Astragaloscaphoid-Abschnitt vorhanden ist. Ohne die geringste Verbindung mit der Fibula zu besitzen, sogar durch einen kleinen Zwischenraum und stumpfen Höcker von dieser getrennt, heftet sich die Tibia an die obere und hintere Fläche der Fußwurzel.

An der Articulationsfläche, welche die zu einem Stück verschmolzenen Tarsalien der proximalen Reihe (mit Einschluß des Centrales) für die distalen Tarsalien (1—5) bieten, lassen sich drei Abschnitte unterscheiden, auf der tibialen Seite eine ganz flache Grube für Tarsale 1, dann ein niedriger Gelenkkopf für Tarsale 2 und 3 und schließlich wiederum eine Gelenkpfanne für das 4. Stück der 2. Tarsalreihe.

Die Knochenkerne der Tarsalia distalia kehren dem Handrücken kreisförmige, etwas ausgehöhlte, der Hohlhand aber kugelig gewölbte Flächen zu. Die Tarsalia der zweiten Reihe zeigen das Bestreben, sich fest miteinander zu verbinden. Die der Längsachse der Hand parallelen Articulationsflächen haben anscheinend keine Bedeutung mehr. So ist am Tarsus des linken Fußes zwischen dem Knorpel des dritten und vierten Stückes keine Grenze mehr vorhanden. Zwischen Tarsale 2 und 3 schien sie im Verstreichen zu sein. Nur zwischen Tarsale 1 und 2 war sie noch deutlich zu erkennen. Beim Tarsus des rechten Fußes fehlte sie auf der Ventralseite zwischen Tarsale 1 und 2 jedoch völlig, andererseits war hier zwischen Tarsale 2 und 3 eine recht deutliche Grenze zu beobachten. Mit dem fibularen Rande des 4. Stückes der zweiten Tarsalreihe artikuliert ein platter Knochen, über dessen Deutung man sich bis jetzt noch nicht einigen konnte. GEGENBAUR sah darin ein Metatarsale V, HOFFMANN ein Tarsale 5, RABL betrachtet ihn als ein Verschmelzungsprodukt von Tarsale 5 und Metatarsale V, und OGUSHI möchte ihn für ein Konkreszenzprodukt eines dem Pisiforme am Carpus entsprechenden Skeletstückes mit dem Tarsale 5 halten. Andere Forscher haben sich weder für den einen noch für den anderen Deutungsversuch dieses Skeletstückes entschieden und die neutrale Bezeichnung „S“ vorgeschlagen. WIELAND (1906) und ABEL (1912) deuten den entsprechenden Knochen bei *Protostega* und anderen Formen als Metatarsale V.



Das wichtigste Argument gegen RABL'S Auffassung von „S“ ist wohl, daß ein Verschwinden des ursprünglich zweifellos gut entwickelten Gelenkes zwischen dem an den übrigen Tarsus eng angeschlossenen Tarsale 5 und dem großen, frei in der Reihe der anderen Metatarsalien liegenden Metatarsale V kaum angenommen werden darf, dagegen eine Verwachsung von einem Tarsale 5 mit einem Tarsale 4 bei der viel geringeren Beweglichkeit zwischen diesen beiden sehr leicht möglich erscheint, um so mehr als bei vielen Formen tatsächlich Verwachsungen zwischen zweifellosen Carpalien und Tarsalien der zweiten Reihe zu beobachten sind. Selbst wenn man RABL'S eigene, hypothetische Urform des Reptiliens tarsus diesen Betrachtungen zugrunde legt, kommt man über die in seiner Auffassung liegende Schwierigkeit nicht hinweg.

OGUSHI'S Ansicht jedoch beruht auf der gänzlich unbewiesenen Voraussetzung, daß im Tarsus ursprünglich ebenfalls ein dem Pisi-forme des Carpus entsprechendes Element vorhanden gewesen sei.

Gegen HOFFMANN'S Auffassung von „S“ als einem Tarsale 5 und für GEGENBAUR'S Deutung als Metatarsale V lassen sich verschiedene Tatsachen verwerten, weshalb ich mich auch veranlaßt sehe, die GEGENBAUR'Sche Deutung anzunehmen.

Wenn „S“ nämlich tatsächlich ein Tarsale 5 wäre, dann sollte man doch erwarten, daß es sich bei jungen Tieren in seiner Form mehr einem Tarsale nähere, als dies bei alten Tieren der Fall ist. Bei *Dermochelys* ist nun gerade die gegenteilige Beobachtung zu machen. „S“ hat beim jungen Tiere (Fig. 26 *M. I'*) eine ausgesprochene Metatarsale-artige Form; es ist ein kurzer Knochen, dem an beiden Enden, genau wie einem Metatarsale, Knorpelepiphyphen aufsitzen; sein Knochenkern ist also nicht wie ein Tarsalknochenkern in Knorpel vollkommen eingebettet. Dieser Befund ist um so bemerkenswerter, als gerade für *Dermochelys* beim erwachsenen Tier die ausgeprägt Metatarsale-ähnliche Form geschwunden ist, um einer Pisi-forme-ähnlichen Platz zu machen (Fig. 25). *Chelonia* und *Thalassochelys* führen in bezug auf die Deutung des fraglichen Skeletstückes zu demselben Ergebnis wie *Dermochelys*. Bei einer jungen *Chelonia* zeigt das Metatarsale V in auffälliger Weise eine gestaltliche Übereinstimmung mit dem Metatarsale I (vgl. RABL'S Bausteine, tab. 4 fig. 9). Bei der erwachsenen *Chelonia* und *Thalassochelys* haben sich aber Metatarsale I und V in gleicher Weise von dem beim jungen Tier noch erhaltenen symmetrischen Bau der Metacarpalien entfernt, um sich nach einer Seite hin zu verbreitern.

Diese gestaltliche Änderung erklärt sich meines Erachtens durch die besondere Stützung, welche sowohl der Vorder- wie der Hinterrand der Flosse beim Schwimmen bedarf; indem das Metatarsale V dieselbe Funktion, Verbreiterung der Flosse, übernahm, wie sie am Carpus dem Pisiforme zukommt, ward es diesem auch gestaltlich sehr ähnlich. Gerade *Dermochelys* bietet für die Richtigkeit dieser Darlegungen ein besonders gutes Beispiel, indem die Entwicklung von einer ausgeprägt metatarsalen Form des Metatarsale V zu einer ebenso ausgeprägten pisiformen hinüberleitet. Es wird aber auch hierdurch begreiflich, daß das Metatarsale V vielfach eine überraschende Ähnlichkeit mit einem Tarsale erlangen konnte, insbesondere bei solchen Formen — man vgl. z. B. RABL's Abbildungen von *Testudo graeca*, tab. 5 fig. 9 u. 10, *Pelomedusa galeata* SCHOEPPF, tab. 3 fig. 11, *Chelydra serpentina* L., tab. 3 fig. 9, *Hydromedusa tectifera* COPE, tab. 3 fig. 10 —, bei denen eine Reduktion der 5. Zehe bis auf das Metatarsale oder bis auf das Metatarsale und eine Phalange erfolgte. In diesem Sinne sind wohl auch zum Teil HOFFMANN's Abbildungen zu beurteilen, die auf dem ersten Blick verblüffend die Richtigkeit seiner Deutungen „S“ als eines Tarsale 5 zu beweisen scheinen (vgl. 1890, tab. 10 u. 12).

Weiterhin spricht für GEGENBAUR's Deutung die besondere Stellung des 4. distalen Tarsals gegenüber den 3 anderen, welche es wahrscheinlich macht, daß darin ein verschmolzenes Tarsale 4+5 enthalten ist, um so mehr als auch beim Carpus einiger Formen (*Dermochelys*, *Testudo tabulata*, RABL, tab. 4, fig. 3) sich ein ganz entsprechender Vorgang — Zusammenschluß von Carpale 4+5 — beobachten läßt. Die Entwicklung des Tarsus zeigt einige Befunde, die man in diesem Zusammenhange wohl anführen darf, wenn auf sie auch kein allzu hohes Gewicht zu legen ist. Der Knochenkern des 4. distalen Tarsalelements, das ich also mit GEGENBAUR für verschmolzene Tarsalia 4+5 ansehe, verhält sich bei jungen Tieren ganz ähnlich wie derjenige des Astragaloscaphoids, der zweifellos ein Verschmelzungsprodukt mehrerer Carpusteile ist (vgl. C. K. HOFFMANN, 1890, tab. 12 fig. 2 u. 3). Bei *Dermochelys* z. B. erscheint er als zweiter Knochenkern unmittelbar nach dem Knochenkern des Astragaloscaphoids und ist schon zu einer Zeit wohl ausgebildet, wo in den übrigen distalen Tarsalien noch keine Spur eines Knochenkernes sichtbar ist. Daß man ontogenetisch keine doppelte Anlage des 4. distalen Tarsalelements nachweisen konnte, ist kein zwingender Einwand gegen die Deutung als verschmolzene Tarsalia 4+5; denn

es dürfte dieser Verschmelzungsvorgang phylogenetisch schon so früh eingetreten sein, daß er ontogenetisch nicht mehr in die Erscheinung tritt; ebensowenig konnte bei dem Astragaloscaphoid eine mehrfache Anlage bisher aufgezeigt werden.

GERVAIS gab folgende Schilderung des Tarsus von *Dermochelys* (p. 220): „Il y a deux os au protarse ou première rangée du tarse, l'un plus grand, en rapport avec les extrémités inférieures au tibia et du péroné; l'autre, plus petit, sous la partie externe de extrémité du peroné.

Quatre os forment la seconde rangée ou le mésotarse. Ils sont inégaux entre eux et ne correspondent pas aussi bien que ceux du mésocarpe aux rayons digitaux. Leur forme est aplatie et rappelle celle constituant les deux rangées de la partie carpienne.“

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, konnte GERVAIS über die Verwachsungsverhältnisse der Carpalelemente gar nichts angeben. Auch RABL's Mitteilungen sind unvollständig. Daß Tarsale 3 und (4 + 5) miteinander verwachsen sind, konnte er an dem Londoner Skelet feststellen, doch nicht, daß auch Fibulare und Astragaloscaphoid beim erwachsenen Tier von einem einheitlichen Knorpel umschlossen werden. Er glaubte vielmehr bei *Dermochelys* denselben Zustand feststellen zu können wie bei *Thalassochelys*: ein getrenntes Astragaloscaphoid und Fibulare. „Wie der Carpus von *Dermochelys* sich mehr dem von *Thalassochelys* als dem von *Chelonia* anschließt, so auch der Tarsus. Es giebt sich dies in erster Linie an der erwähnten Trennung von Tritibiale (Astragaloscaphoid) und Fibulare zu erkennen.“ Doch bestätigen meine Untersuchungen RABL's Vermutung, daß im Tarsus einer erwachsenen *Dermochelys* noch viel Knorpel vorhanden ist. Dieser Knorpelreichtum des Tarsus ist entsprechend zu beurteilen wie derjenige des Carpus (vgl. allg. Teil).

Zwischen HOFFMANN's (1890, tab. 12 fig. 1) und meiner Abbildung des Tarsus einer jungen *Dermochelys* wird man im allgemeinen eine größere Übereinstimmung finden als bei den Carpusbildern. Im einzelnen habe ich jedoch folgendes zu bemerken: zunächst finde ich das Fibulare noch sehr deutlich von dem Astragaloscaphoid abgetrennt, ebenso Tarsale 3 von Tarsale 4 + 5. Ob sich auf diesem Stadium auch noch eine Selbständigkeit von Tibiale oder gar Centrale findet oder nicht, kann ich nicht bestimmt entscheiden.

Gegenüber *Chelonia* zeigt der Tarsus von *Dermochelys* einige bemerkenswerte Unterschiede. Bei einer erwachsenen *Chelonia*<sup>1)</sup>

1) Offenbar bleiben beide Elemente bei *Chelonia* lange getrennt; denn



wird die proximale Tarsusreihe durch einen einzigen Knochen dargestellt, der durch Verschmelzung zweier beim jungen Tier in einem einheitlichen Knorpelkern eingebetteter Knochenkerne entsteht (RABL, HOFFMANN). Die junge *Chelonia* zeigt also denselben Befund wie die erwachsene *Dermochelys*. Andererseits sehen wir, daß bei der erwachsenen *Thalassochelys* noch eine deutliche Grenze zwischen Tritibiale und Fibulare vorhanden ist wie bei der jungen *Dermochelys*. Im Protarsus ist also *Dermochelys* zwar nicht mehr ganz so primitiv wie *Thalassochelys*, aber immerhin noch primitiver als *Chelonia*.<sup>1)</sup> Im Mesotarsus stimmen *Chelonia* und *Thalassochelys* überein.

In der distalen Tarsalreihe von *Dermochelys* haben die Verschmelzungsbestrebungen zwischen den einzelnen Elementen eine größere Ausdehnung erlangt als bei Cheloniiden; doch zeigen die Tarsalia im übrigen bei *Dermochelys* einen einfacheren und daher wohl auch ursprünglicheren Zustand als bei den Cheloniiden. Bei diesen ist Tarsale 4+5 sehr groß, 3 sehr klein und 1 größer als 2. Bei *Dermochelys* ist das Tarsale 4+5 allerdings das größte, aber es übertrifft die übrigen bei weitem nicht so stark wie bei den Cheloniiden. Tarsale 1, 2 und 3 sind aber fast gleichgroß.

Im Mesotarsus sind die Cheloniiden insoweit primitiver als *Dermochelys*, als bei ersteren die Tarsalien selbständig bleiben, bei letzterem teilweise verwachsen sind, aber in der recht verschiedenen

---

bei einer *Chelonia mydas* von ca. 45 cm Carapaxlänge des Zoolog. Instituts finde ich noch eine sehr deutliche Naht, und GEGENBAUR (1898, p. 574 u. p. 576) bildet auch beide als selbständige Knochen ab.

1) Es ist allerdings nicht möglich, mit Gewißheit zu entscheiden, ob wir es hier bei *Dermochelys* nicht doch mit einem im Vergleich mit *Chelonia* sekundären Zustande zu tun haben, mit einem Stehenbleiben auf jugendlicher Stufe. Durch die langsame und unvollständige Verknöcherung könnte sehr gut die Verwachsung von Tritibiale und Fibulare sekundär wieder unterblieben sein. Bei den Mosasauriern finden wir ja Ähnliches. Auch sie zeigen in der proximalen Tarsalreihe zwei getrennte Elemente. Wir wissen aber, daß die Mosasaurier von Lacertiliern abstammen, bei welchen Tieren die proximale Tarsalreihe nur von einem Knochen gebildet wird, und wir müssen daher annehmen, daß die Mosasaurier letzteren Zustand wieder verloren haben, indem infolge mangelhafter Verknöcherung (was wieder mit dem Meeresleben in Zusammenhang steht) die Verwachsung der Knochen unterblieb. Da aber eine Verwachsung der proximalen Tarsalia bei den Landschildkröten jedenfalls in der Regel fehlt, ist es wahrscheinlicher, daß *Dermochelys* hierin primitivere Verhältnisse aufweist als *Chelonia*.

Größe der einzelnen Tarsalia erweisen sich die Cheloniiden als weniger primitiv denn *Dermochelys*. Da diesem letzten Merkmale eine höhere Bedeutung innewohnen dürfte als den im Gegensatz zu Cheloniiden bei *Dermochelys* sich geltend machenden Verschmelzungsbestrebungen der distalen Tarsalien und auch die Trennung des Tritibiales vom Fibulare bei *Dermochelys* wahrscheinlich ein primitives Merkmal darstellt (vgl. Fußnote 1, S. 472), so dürfte man insgesamt betrachtet den Tarsus von *Dermochelys* für etwas primitiver halten als den von *Chelonia*.

#### d) Die Metatarsalien und Phalangen.

Der Metatarsal- und Phalangenabschnitt der Hinterextremität zeigt, abgesehen von der geringen Größe der einzelnen Glieder, im großen ganzen dieselben Verhältnisse wie an der Vorderextremität. Auch hier finden wir in der Stellung der Zehen Anzeichen für die Rudertätigkeit des Fußes. Die 3 ersten Zehen gehen mehr zum Vorderrande der Ruderplatte, die beiden letzten lassen eine deutliche Abduktionsstellung nach dem Hinterrande erkennen (Fig. 25).

Die Metatarsalien ordnen sich der Länge nach wie folgt: 4, 3, 1, 2, 5. Das erste ist wie das erste Metacarpale weitaus das massivste und articuliert auch in ganz entsprechender Weise wie dieses außer mit Tarsale 1 auch noch mit einem Abschnitt von Tarsale 2. Am tibialen Rande zeigt seine Knorpelepiphyse ebenfalls einen mit der Außenseite von Tarsale 1 articulierenden Fortsatz, der aber verhältnismäßig schwächer entwickelt ist als an dem Metacarpale I. Am fibularen Rande des Metatarsale I der linken Hinterextremität finden sich zwei größere Höcker, denen bei Metatarsale II ein einzelner gegenübersteht. An der rechten Hinterextremität waren diese drei Höcker nicht vorhanden. Sie scheinen keine normalen Bildungen darzustellen; GERVAIS bildet sie auch nicht ab. Metatarsale II articuliert in der Hauptsache mit Tarsale 2, greift aber noch etwas nach Tarsale 3 hinüber. Metatarsale III zeigt in seiner Mitte den kleinsten Querschnitt von allen Knochen dieser Reihe; es articuliert mit Tarsale 3 und ebenfalls noch etwas mit Tarsale 4+5. Das gleich Metacarpale IV nach der tibialen Seite zu schwach konkav gebogene Metatarsale IV heftet sich noch an Tarsale 4+5 an. Dieses kann aber nicht ganz sein proximales Ende aufnehmen. In den von dem überstehenden Abschnitt des Metatarsale IV und dem fibularen Rande der Tarsalia 4+5 gebildeten Winkel schmiegt sich das Metatarsale V

hinein. Sein Knorpelsaum verdickt sich an der distalen und fibularen Ecke und bietet der ersten Phalange der 5. Zehe eine Articulationsfläche. Über die Phalangen der Hinterextremität ist wenig zu bemerken. Die Endphalangen der 4. und 5. Zehe tragen wie der 4. und 5. Finger kleine Knorpelepiphysen am freien Ende. Die Zahl der Phalangen beträgt von der großen Zehe aus gezählt: 2, 3, 3, 3, 3; als Längenfolge der Zehen, die größte zuerst genannt, ergibt sich: 3, 2, 4, 1, 5.

GERVAIS schildert Metatarsus und Phalangenabschnitt folgendermaßen (p. 220):

„Le premier et le cinquième metacarpien [es muss heißen metatarsien] sont plus larges que les autres, mais le premier l'emporte sensiblement en longueur sur le cinquième dont la forme rappelle à quelques égards celle du pisiforme.

Il y a deux phalanges au premier et au cinquième orteil et trois à chacun des trois autres. Les phalanges terminales sont sensiblement les plus courtes.“

Hieraus erhellt, daß GERVAIS mit GEGENBAUR in der Deutung von „S“ übereinstimmt; trotzdem gibt er die Zahl der Phalangen der 5. Zehe als 2 an, während er doch 3 hätte zählen müssen, wie auch seine Abbildungen richtig zeigen.

An HOFFMANN's Abbildung des Tarsal- und Metatarsalabschnitts einer jungen *Dermochelys* (tab. 12 fig. 1) scheint die Articulationsweise des Metatarsale I nicht richtig angegeben. Er läßt es mit seiner ganzen Endfläche ausschließlich mit Tarsale 1 in Berührung sein. Ich fand nur die halbe proximale Endfläche von Metatarsale I mit dem Tarsus in Articulation, und zwar mit Tarsale 1 und Tarsale 2. Dieses Verhältnis hat ja RABL auch schon besonders betont. Auch entsprechen Metatarsale II und III nicht so genau Tarsale 2 und 3, wie HOFFMANN gezeichnet hat, sondern verhalten sich ähnlich wie beim erwachsenen Tier, d. h. sie articulieren auch ein wenig mit dem nächstfolgenden Tarsale.

Beim jungen Tier zeigt ferner Metatarsale V eine schlankere Gestalt als beim erwachsenen. Die Metatarsalien und Phalangen aber erscheinen im allgemeinen verhältnismäßig weniger gestreckt, plumper. Die Stellung der Zehen zeigt ebenfalls einen primitiveren Zustand gegenüber der Zehenstellung am Fuß des erwachsenen Individuums. Entsprechendes ergab sich ja auch für die Vorderextremität. Doch sind hier die Phalangen schon in fast gleichen Verhältnissen ausgebildet wie beim erwachsenen Tier. Die Finger-



entwicklung hat also vor der Zehenentwicklung einen gewissen Vorsprung. Gegenüber dem Metatarsus der Cheloniiden zeichnet sich der von *Dermochelys* dadurch aus, daß Metatarsale I seine typische Gestalt, trotzdem es verstärkt wurde, bewahrt hat, während es bei jenen beinahe zu einer Scheibe verbreitert wurde. Die Phalangen von *Dermochelys* sind im allgemeinen schlanker als bei den Cheloniiden oder gar Protostegiden, haben alle Krallen verloren und sind in ähnlicher Weise im Bindegewebe verpackt wie an der Vorderextremität.

## II. Der Hautpanzer.

Der Hautpanzer von *Dermochelys* ist bekanntlich ein Doppelpanzer, d. h. seine Elemente gehören nicht einer, sondern zwei Schichten von Verknöcherungen an. Die tiefere Schicht, welche bei den thecophoren Schildkröten die Hauptmasse des Panzers bildet, kann man als thecale bezeichnen. Die oberflächliche Schicht, bei *Dermochelys* auf dem Rücken als Mosaikpanzer mächtig entwickelt, nennt man dann zweckmäßig die epithecale. HAY, der zuerst diese beiden Schichten erkannt hat (vgl. den allgemeinen Teil weiter unten), unterscheidet sie als subdermale und dermale. Da ich mich der Auffassung, die tiefere Schicht des Panzers liege nach innen von der Haut, „subdermal“, nicht anschließen vermag, so will ich mich nicht der HAY'schen, sondern obiger neuer Bezeichnungen bedienen.<sup>1)</sup>

### 1. Der Rückenpanzer (Carapax).

Auf dem Rücken ist die oberflächliche, epithecale Panzerschicht außerordentlich stark entwickelt. Sie wird dargestellt durch das Rückenschild. Zu der tiefer gelegenen, thecalen Schicht gehört vor allen Dingen die Nackenplatte. Dann sind hierzu zu rechnen jene Hautknochen, welche vielleicht in den verbreiterten Rippen von *Dermochelys* mit enthalten sind (vgl. den allgemeinen Teil).

#### a) Das Rückenschild.

Zwischen dem äußeren dermalen Rückenpanzer von *Dermochelys* und dem inneren Skelet (Wirbelsäule mit Rippen) liegt eine mächtige

---

1) Nähere Angaben über diese Frage finden sich in einer für den Druck vorbereiteten Arbeit von MENGER, die im Gießener Zoolog. Institut durchgeführt wurde.

Bindegewebsschicht von 2—3 cm Dicke. Das Panzerschild zeigt keinerlei Verwachsung mit den oberen Bogen der Wirbel oder mit den Rippen. Es bedeckt in sanfter Wölbung die ganze Oberseite des Rumpfes, erreicht im Bereiche der 2. Rumpfrippe seine größte Breite, um sich allmählich nach hinten zu verschmälern und schließlich schwanzartig zuzuspitzen (vgl. Textfig. A). Seine besondere Gestalt hat zu dem alten Speciesnamen *Sphargis luth* (Laute) die Veranlassung gegeben.

Bemerkenswert ist die schlanke Form des *Dermochelys*-Panzers. In der folgenden Tabelle habe ich die Breite des Panzers immer gleich 100 gesetzt und die entsprechende Länge berechnet. Wir erhalten folgende Übersicht:

Rückenpanzer	Länge	Breite
<i>Dermochelys</i>	177	100
<i>Chelonia</i>	125	100
<i>Protostega copei</i>	116	100
<i>Archelon ischiros</i>	110	100

Wie hieraus hervorgeht, hat *Dermochelys* von allen angeführten Formen den weitaus schlanksten Rückenpanzer. Diese schlanke Panzerform muß wohl als unter dem Einfluß der schwimmenden Lebensweise erworben betrachtet werden.

Ebenso muß man, scheint mir, ein zweites in der Form des Panzers hervortretendes Merkmal des *Dermochelys*-Panzers beurteilen: den durch vier Ecken charakterisierten Vorderrand. Hierzu vergleiche Textfig. A (S. 451) und die Ausführungen des allgemeinen Teils (S. 530 ff.).

Beim erwachsenen Tier setzt sich der Rückenschild aus einer großen Anzahl kleiner, rundlicher oder vieleckiger, aber ziemlich dünner Knochenplättchen zusammen, die durch zackige Nähte miteinander verbunden sind. Der ganze Carapax hat dadurch ein mosaikartiges Aussehen. Die größten und stärksten Knochentäfelchen sind längs der sieben Kiele aufgereiht: jederseits findet sich ein marginaler, supramarginaler und costaler, und ein unpaarer, neutraler Kiel verläuft längs der Mitte. Diese mehr viereckigen als rundlichen und stark gekielten Knochenplättchen messen durchschnittlich 20—30 mm in Länge und Breite. Die Elemente des Panzermosaiks aber, welche die leicht konkave Fläche zwischen den Längskielen ausfüllen, sind ganz platt, nicht gekielt und in der Regel bedeutend

kleiner. Ihre Größe schwankt zwischen 1—20 mm im Durchmesser. Interessant ist, daß sich beim jungen Tier noch Reste eines vierten dorsalen Längskielpaares nachweisen lassen, allerdings nicht auf dem Rückenschild selbst, sondern auf dem Halse. Dies braucht ja weiter nicht zu überraschen, da man für die mittleren Kiele annehmen muß, daß sie im primitiven Zustand auch auf den Hals und Schwanz übergetreten sind (vgl. hierzu den allg. Teil). Bei *Dermochelys* liegen für diese Untersuchungen besonders günstige Verhältnisse vor, da sich die Längskiele auch in ihrer Färbung als rein gelblich-weiße Streifen sehr auffallend von dem dunkelbraunen Grunde der Rückenseite abheben. An einem unverletzten jungen Exemplar der Senckenbergischen Sammlung zu Frankfurt a. M., das genau zu besichtigen mir durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. L. Nick möglich war, konnte ich sehr deutlich feststellen, daß die hellen Streifen des unpaaren Neuralkies und der Costalkiele sich unmittelbar auf den Hals fortsetzen und daß in der Mitte zwischen Costal- und Neuralkiel auf dem Halse jederseits noch ein weiterer weißer Längsstreif hinzieht, der auf dem Rücken keine Fortsetzung hat und als Rest eines auf dem Rücken verschwundenen Costoneuralkies gedeutet werden muß.

Wie Taf. 30 Fig. 1 und Textfig. A zeigt, bilden die Elemente der beiden Randkiele (*m*) im hinteren Drittel des Panzers (von *c—d*), wo sie besonders groß ausgebildet sind, den Abschluß nach der Ventralseite hin. Sie haben hier dieselbe Lage und Gestalt wie die Marginalia anderer Schildkröten. Ihr Querschnitt zeigt die Figur eines spitzen Winkels, der den Scheitel nach außen, den einen Schenkel nach der Rücken-, den anderen nach der Bauchfläche richtet. Im vorderen Abschnitt des Rückenpanzers setzt sich das Knochenmosaik noch ein wenig über die seitliche Kiellinie ventral- und medialwärts fort. Diese Zone (von *b—c*, Fig. 1 und Textfig. A) erreicht ihre größte Breite gegenüber dem Ende der 7. Rumpfrippe in einer Ausdehnung von ungefähr 4 cm. Vorn im Bereiche der 3. Rumpfrippe schließen sich nur vereinzelte Knochenplättchen ventralwärts an die Elemente der Längskiele an. Ich halte nun den Zustand im letzten Drittel des Seitenrandes, wo dessen Elemente nach Art von Marginalien einen besonders verstärkten Abschluß des Panzers bilden, gegenüber dem Befund im vorderen Abschnitt des Panzers, wo der Rand ganz unregelmäßig ist und die verstärkten Kielpfättchen nicht die Begrenzung bilden, für den ursprünglicheren. Allgemeine Er-



wägungen, die noch näher dargelegt werden sollen, machen diese Annahme wahrscheinlich. Ich bin also der Ansicht, daß ursprünglich bei *Dermochelys* die Elemente der Randkiele nach Art von Marginalien anderer Schildkröten den Abschluß bildeten, und ich sehe vom rein morphologischen Standpunkt aus keinen Grund, der eine Gleichsetzung dieser Randkielplatten von *Dermochelys* mit den Marginalien „thecophorer“ Schildkröten unmöglich machte, um so mehr als man bei fossilen Verwandten von *Dermochelys* (*Protosphargis*, *Archelon*, *Protostega*) ganz entsprechende Randplatten des Panzers gefunden hat, die allgemein als Marginalia angesehen werden. Besonders die Marginalia von *Archelon* sind diesen Randplatten von *Dermochelys* in solchem Grade ähnlich, daß letztere wohl ebenfalls als Marginalia gedeutet werden müssen. Auch bei *Archelon* schließen sich den Marginalien noch epithecale Panzerelemente an (vgl. WIELAND, 1909, p. 119–120). Dann ist auch bei *Dermochelys* die Lagebeziehung dieser Randplatten zu den Rippenenden genau dieselbe, wie sie bei *Chelonia caouana* oder *Thalassochelys* zwischen Marginalien und Rippenenden besteht, nur daß bei *Dermochelys* die Rippenenden nicht ganz bis an die Marginalien heranreichen, ein Zustand, der früher einmal ganz gut bestanden haben mag, da die mächtige Ausbildung der Bindegewebsschicht zwischen Panzer und Rippen bei *Dermochelys* sicher sekundär ist. Außerdem gleichen die Randplatten am hinteren Drittel des *Dermochelys*-Panzers in ganz auffälliger Weise den Marginalien von *Emyda granosa*.

Aus diesen Verhältnissen müssen wir also den Schluß ziehen: *Dermochelys* besitzt Marginalia, die denen der Thecophoren homolog sind; zugleich ergibt sich hieraus mit größter Gewißheit, daß die Marginalia allgemein beiden Schildkröten der epithecalen Panzerschicht angehören. Im allgemeinen Teil über den Panzer wird gerade auf diese letzte Frage nochmals genauer eingegangen werden, und es wird sich zeigen, daß auch entwicklungsgeschichtliche Befunde von GOETTE gut mit dieser Deutung im Einklang stehen.

Nach vorn hin läßt sich bei *Dermochelys* die Reihe der Marginalia verfolgen bis zu der Stelle, wo der Panzer seine größte Breite erreicht (Taf. 30 Fig. 1 und Textfig. A bei b). Weiter nach vorn zeigt der Carapax zunächst einen ganz unregelmäßigen Rand (Zone a–b). Auf dieser Strecke finden sich keine Elemente, die man als Marginalia betrachten könnte. Wohl aber läßt sich bei der jungen *Dermochelys* eine Fortführung der Marginalkiele bis fast an die

vorderen Ecken der Costalkiele beobachten. Die Grenzplättchen des vorderen Randes (Zone  $a-a'$ ) lassen jedoch wieder eine deutliche reihenhafte Anordnung erkennen und bilden einen ganz glatten Abschluß des Panzers. Auf diese letzte Eigentümlichkeit darf man jedoch kein besonderes Gewicht legen, da die Bewegung des Halses in diesem Gebiet des Panzers einen glatten Rand verlangen dürfte. Die Tatsache, daß die mehr medialen Längskiele sich auf den Hals fortsetzen, sowie die Unterbrechung der Reihe der Marginalia nach vorn von der Ecke  $b$  sprechen gegen die Annahme, daß zwischen  $a$  und  $a'$  früher einmal Marginalia vorhanden waren.

Daß im Randsaum des Panzers von *Dermochelys* eine Reihe größerer Elemente liegt, die im hinteren Teil des Randes den Marginalien der thecophoren Schildkröten gleichen (besonders denen von *Emyda granosa*) und die dementsprechend als Marginalia zu deuten sind, finde ich in der Literatur nirgends erwähnt. Im Gegenteil, einige Autoren (BOULENGER, GRAY, HAY) betonen ausdrücklich das Fehlen von Marginalien bei *Dermochelys*.

Erwähnen will ich noch, daß in dem bräunlichen Panzermosaik ganz schmale helle, mehr gelblich gefärbte Streifen von verschiedener Länge und Richtung hervortraten (Breite etwa 2 mm, Länge bis mehrere cm). Sie zeigten keine besondere Beziehung zu den Nähten zwischen den einzelnen Mosaikplättchen, sondern gingen oft mitten durch einzelne Panzertäfelchen hindurch. Auch ihre Anordnung ließ keine Gesetzmäßigkeit erkennen. Die Tatsache, daß die in Frage stehenden Streifen oft mitten durch z. T. ganz kleine Panzerelemente verliefen, scheint mir gegen die sonst vielleicht naheliegende Annahme zu sprechen, man könnte es mit verheilten Bruchstellen zu tun haben. Ein Bruch wäre doch wohl dem Rande der keineswegs besonders fest zusammengefügt Panzerplättchen gefolgt. Wie diese Streifen jedoch sonst zu deuten sind, ist mir unklar.

GERVAIS bildet (1872, tab. 9) vom Panzer der erwachsenen *Dermochelys* eine Querzone ab, die ungefähr der Mitte des Rückenschildes entnommen wurde. Danach erscheint (vgl. Gervais' fig. 30) der Rand in diesem Teil des Rückenschildes nicht unregelmäßig, wie ich bei meinem Exemplare feststellen konnte, sondern ganz auffallend glatt und sogar noch durch einen kleinen Wulst verstärkt. Nach meinen Befunden erscheint es mir ganz unwahrscheinlich, daß der Panzer meines Exemplares sich noch so hätte weiter entwickeln können, daß der Rand ähnlich geworden wäre, wie Gervais es ab-

gebildet hat. Es dürfte sich bei GERVAIS höchstwahrscheinlich um eine unzutreffende Ergänzung handeln.

### b) Das Nuchale (Taf. 30 Fig. 1, Textfig. A Nu).

Der thecale Rückenpanzer von *Dermochelys* erscheint gegenüber dem epithecalen recht schwach ausgebildet. Während bei den Thecophoren die der thecalen Schicht zugehörigen Neuralia und Costalia die Hauptkomponenten des Rückenpanzers darstellen, finden wir bei *Dermochelys* überhaupt keine Neuralia (vgl. hierzu allg. Teil) und höchstens ganz rudimentäre Costalia (als Verbreiterungen der Rippen). Nur das Nuchale ist gut entwickelt, und über seine Zugehörigkeit zu dem thecalen Panzer kann nicht der allergeringste Zweifel bestehen. Denn es wird von dem Mosaikpanzer des Rückenschildes durch eine dicke Bindegewebsschicht getrennt, und das Rückenschild zieht vollkommen über das Nuchale hinweg, so daß das Nuchale deutlich einer tieferen Panzerschicht angehört als der Mosaikpanzer.

Die Nackenplatte (Fig. 1) liegt oberhalb der letzten Halswirbel, direkt nach vorn von der Stelle, wo die Halswirbelsäule sich an die Rumpfwirbelsäule anschließt, ganz flach der Innenseite der Bindegewebslage der Haut aufgelagert. In seiner Gestalt erinnert das Nuchale lebhaft an ein Hyo- oder Hypoplastron von *Archelon ischyros*. Es erscheint als eine große gewölbte Platte mit zahlreichen Zacken, besonders am Seitenrande. Die mittlere ziemlich kurze Spitze des wenig zackigen Vorderrandes reicht gerade bis zum Vorderrande des Rückenschildes. Nach hinten entsendet die Nackenplatte drei große Zacken, von denen die unpaare, mittlere an ihrem Grunde einen Gelenkhöcker (*c. Nu*) hervorwölbt, mit dem, wie schon bei der Beschreibung der Wirbelsäule erwähnt, der Dornfortsatz des 8. Halswirbels articuliert. Einen entsprechenden Gelenkhöcker besitzt auch das Nuchale von *Chelonia*. Nach den beiden Seiten hin entspringen zahlreiche kräftige Spitzen, die zum Teil etwas in das Bindegewebe eindringen und dadurch das Nuchale wirksamer verankern.

GERVAIS' Exemplar besaß ein Nuchale, das etwas unregelmäßiger gezackt war, aber dieselben allgemeinen Formverhältnisse aufwies wie das von mir untersuchte.

### 2. Der Bauchpanzer (Taf. 30 Fig. 2 u. 2a—c).

Auf der Bauchseite sind die Verhältnisse des Hautskelets insofern interessant, als wir hier die zwei verschiedenen Schichten



von Verknöcherungen sehr gut voneinander getrennt antreffen. Die tieferen Elemente sind dem Plastron der thecophoren Schildkröten-homolog; sie gehören also zu den typischen Skeletelementen des Thecophoren-Panzers und können dementsprechend auch als thecale Skeletelemente bezeichnet werden. Die mehr oberflächlichen Hautknochen entsprechen dagegen dem Mosaikpanzer des Rückenschildes von *Dermochelys*, sind epithecale Elemente. Dies geht besonders klar aus den Verhältnissen des Bauchpanzers bei *Psephophorus* hervor.

a) Der epithecale Hautpanzer der Bauchseite.

Die oberflächliche, epithecale Schicht besteht aus einzelnen Hautknochen, die ganz unregelmäßig über 5 Längslinien (Fig. 2, 1—5) der Bauchseite, die seitlichen inframarginalen, die plastralen und die mittlere interplastrale, verstreut sind. Seither wurden immer nur 5 einfache Längsreihen von Verknöcherungen auf der Bauchseite von *Dermochelys* beschrieben. Aber wie aus meinen Untersuchungen hervorgeht, ist die mittlere (3) derselben in einem Teil ihres Verlaufs eine Doppelreihe von Hautknochen. Wenn die am Bauche des jungen Tieres infolge ihrer weißen Färbung auf der sonst dunklen Haut scharf hervortretenden Längszonen den Reihen der Hautverknöcherungen des älteren Tieres entsprechen sollten, was eigentlich kaum zu bezweifeln ist, da beim erwachsenen Tier die einzelnen Hautknochen in den noch deutlich erkennbaren weißen Längsstreifen angetroffen werden, so muß man den Befund einer teilweise doppelten medianen Knochenreihe eigentlich erwarten, denn die mittlere Zone zeigt beim jungen Tier unter Einfluß des Nabelstranges in ihrem hinteren Abschnitt eine doppelte Anlage. Die einzelnen Hautknochen selbst liegen ziemlich oberflächlich, die größeren zum Teil bloßgescheuert, auf der mächtigen, bis 3 cm dicken (Fig. 2a') Bindegewebsplatte des Bauches, welche für sich schon einen vortrefflichen elastischen Panzer darstellt. Die Längslinien der Bauchseite entsprechen zweifellos den Kielen des Rückenschildes. Auch haben die größeren Elemente dieser ventralen Längslinien genau dieselbe Gestalt wie die gekielten Knochenplättchen der dorsalen Längskiele. Meine Fig. 2a usw. auf Taf. 30 gibt über Gestalt und Befestigung dieser Knochen im Bindegewebe Aufschluß. Die beiden nächst den 2 mittleren gelegenen Längsreihen der Bauchseite folgen ungefähr dem Knochenring des Plastrons, das die zweite, tiefer gelegene, thecale Skeletschicht des Bauchpanzers darstellt.

Im Vergleich zu den Kielen des Carapax erscheinen die Längs-

linien der Bauchseite sehr schwach entwickelt, was wohl als ein rückgebildeter Zustand zu deuten ist. Als Stütze dieser Auffassung läßt sich verwerten: die sehr unregelmäßige, beiderseits durchaus unsymmetrische Anordnung der einzelnen Elemente und ihre sehr verschiedene Größe (vgl. Fig. 2).

b) Die thecale Bauchpanzerschicht (das Plastron)  
(Taf. 30 Fig. 2).

Von keiner anderen Schildkrötenart ist ein Plastron bekannt, das sich aus ähnlich schwächtigen Stücken aufbaut wie dasjenige von *Dermochelys*. Besonders bemerkenswert ist auch das völlige Fehlen eines Entoplastrons; auch beim jungen Tier ist, wie übereinstimmend verschiedene Autoren angegeben haben und was auch ich bestätigen kann, keine Spur eines solchen zu finden.

Das Plastron von *Dermochelys* hat die Gestalt eines langovalen Knochenringes, der aus 4 Paar Stücken besteht. Vorn liegen die Epiplastron (Claviculae). Von der Vereinigungsstelle in der Mittellinie sendet jedes Epiplastron (*ep*) einen dünnen, breiten Fortsatz nach vorn, dagegen nach hinten und außen einen scharfen, spitzen. Die Hyoplastron (*hy*), welche die längsten Knochen des Plastrons darstellen, schieben sich von der Innenseite betrachtet (vgl. Fig. 2) mit den vorderen Spitzen unter die Epiplastron. In der Mitte verbreitern sich die Hyoplastron unter gleichzeitiger Abplattung und entsenden seitlich und nach außen einen breiten Fortsatz. Nach hinten werden sie jedoch wieder schmal und im Querschnitt rundlich. Die hinteren Enden der Hyoplastron verhielten sich insofern ungleich, als das eine unter, das andere über dem Vorderrande des anschließenden Hypoplastron (*hyp*) lagerte. Das Hypoplastron der rechten Seite erscheint bedeutend kleiner als das der linken. Die Hypoplastron sind in der Mitte breite und flache Knochen, die sich beiderseits zuspitzen. Dasselbe gilt von den Xiphiplastron (*xi*), welche den Knochenring des Plastrons hinten abschließen, ohne jedoch in der Mittellinie zusammenzutreffen. Die Vorderenden der Xiphiplastron schmiegen sich von außen her den Hinterenden der Hyoplastron an. Beim erwachsenen Tier bestand zwischen Länge und Breite des Plastrons das Verhältnis 100:39. Das im Bindegewebe der Bauchdecke belassene Plastron des jungen Tieres färbte ich nach LUNDVALL'S Angaben (in: Anat. Anz. 1905, Vol. 27, p. 520) mit Alizarin. Diese Methode lieferte

ein ganz vorzügliches Präparat. Nach der Überführung des Objektes in reines Benzol wurde das Bindegewebe ganz durchsichtig, und die schön rotgefärbten Knochen des Plastrons waren bis in die feinsten Einzelheiten der Form leicht erkennbar. Das Präparat zeigte auch mit größter Deutlichkeit, daß bei der eben ausgeschlüpften *Dermochelys* in den Längsreihen der Bauchseite noch keine Spur von dermalen Verknöcherungen vorhanden ist.

Ebenso war auch nicht die kleinste Verknöcherung aufzufinden, welche man als Rest eines Entoplastrons hätte deuten können.

Am Plastron selber waren die 8 Stücke schon alle ausgebildet und in denselben gegenseitigen Lagebeziehungen, nur klappte zwischen den gegenüberstehenden Enden der Hyo- und Hypoplastren noch eine weite Lücke. Wie der Vergleich mit dem fertigen Plastron lehrt, sind es vor allem die Hypoplastren, welche bei der weiteren Entwicklung sich verlängern und den Zwischenraum überbrücken. Doch scheint diese Verlängerung nicht kontinuierlich von ihrem hinteren Ende aus vorzuschreiten, denn ich finde in dem freien Zwischenraum einzelne winzige Knochenzentren, die vermutlich später untereinander und mit dem betreffenden Hypoplastron verschmelzen. Auch die Hypoplastren verlängern sich bei der weiteren Entwicklung etwas nach vorn hin und tragen so dazu bei, daß die beim jungen Tier vorhandene Lücke in dem Ring der Plastronelemente geschlossen wird. Die Länge des Plastrons verhält sich zur Breite wie 2:1.

Eine sehr mangelhafte Beschreibung hat RATHKE (1848, p. 122) vom Plastron der jungen *Dermochelys* gegeben: „Am unvollkommensten gebildet und nur schwach angedeutet fand ich das Bauchschild (Plastron) bei dem jüngern Exemplar von *Sphargis*. Es bestand dasselbe aus 4 paarigen, bogenförmig gekrümmten und relativ, wie absolut, sehr schmalen Streifen, die fast allenthalben gleich breit und so gelagert waren, dass das vordere Paar von dem hintern weit abstand, und dass die des erstern Paares einander mit ihren vordern Enden berührten, die des andern aber mit ihren hintern Enden einander nur sehr nahe lagen (tab. 4 fig. 5, a und b). Ein jeder Streifen war an seinen beiden Enden knöchern, in der Mitte hingegen auf eine ziemlich grosse Strecke knorpelig, so dass demnach im ganzen 8 paarige Knochenpunkte vorkamen. Von den vordern Streifen sendete ein jeder in einiger Entfernung von seinem hintern Ende nach aussen einen kurzen, einfachen, spitz auslaufenden und horizontal gelagerten Ast



ab. der eine Andeutung eines sogenannten Flügels des Bauchschildes bezeichnete. Von einem unpaarigen Stücke konnte ich keine Spur auffinden.“

Von den Knorpelteilen im Plastron der jungen *Dermochelys*, wie sie RATHKE in dieser Weise beschrieben hat, konnte ich nichts sehen. Es scheint sich bei RATHKE um eine ungenaue Beobachtung zu handeln, um so mehr, da seine Abbildung des Plastrons mehr als schematisch genannt werden muß und anstatt 8 nur 4 Stücke zeigt. Auch GOETTE und HOFFMANN konnten RATHKE's Behauptung, das Plastron der jungen *Dermochelys* entstehe auf knorpliger Grundlage, nicht bestätigen. Eine gute Abbildung vom Plastron der jungen *Dermochelys* scheint es noch nicht zu geben, da auch diejenigen WAGLER's (1830, tab. 1 fig. 23) und GRAY's (1873, tab. 6 fig. 5) sehr ungenau sind. Überhaupt gilt dies von vielen Abbildungen WAGLER's vom Skelet einer jungen *Dermochelys* (ganz davon abgesehen, daß er nur die knöchernen Teile berücksichtigt hat). Man vergleiche seine figg. 4, 17, 18, 19, 20, 21, 22 und 23 mit meinen Abbildungen.

In seiner Gesamtheit betrachtet macht das Plastron von *Dermochelys* den Eindruck einer rudimentären Bildung. Hierauf weist hin: das vollkommene Fehlen eines Entoplastrons, die Zierlichkeit aller Elemente und ihre asymmetrische Bildung. Offenbar ist es funktionell auch ziemlich bedeutungslos. Schließlich darf man auch die Tatsache, daß fossile Verwandte von *Dermochelys* (*Protostega*, *Archelon* und *Protosphargis*) ein besser entwickeltes Plastron besaßen, als Stütze für die Annahme einer Reduktion des *Dermochelys*-Plastrons anführen. BAUR (1886c, p. 687, 1889b, p. 186 und WIELAND (1906, p. 11) haben ebenfalls das Plastron von *Dermochelys* für reduziert und nicht ursprünglich gehalten. HAY scheint gleichfalls hierzu zu neigen. Auch im Hinblick auf die mächtige Verstärkung, welche die Bindegewebsschicht der Bauchseite erfuhr, wird man annehmen dürfen, daß Hand in Hand damit eine Rückbildung des Plastrons ging.

Nach GERVAIS' Abbildung zu schließen, muß sein Exemplar ein viel regelmäßiger gebautes und aus etwas kräftigeren Stücken zusammengesetztes Plastron besessen haben als das meinige. Besonders fällt mir aber der große Querdurchmesser des Plastrons bei GERVAIS' Abbildung auf. Die Gesamtlänge verhält sich nämlich zur Breite wie 100:57, während ich an meinem erwachsenen Exemplar das Verhältnis 100:39, beim jungen 100:50 finde. GERVAIS' Abbildung des Plastrons des jungen Tieres zeigt ungefähr dasselbe Verhältnis

100:50; es scheint annähernd das normale für sehr junge Tiere zu sein, denn auch WAGLER'S und GRAY'S Abbildungen vom Plastron ganz junger Tiere stimmen damit gut überein.

### 3. Sonstige Hautknochen.

An dieser Stelle wäre zu erwähnen, daß in den Vorderflossen, an ihrem vorderen Rande, und zwar in der Zone des Bindegewebes, die durch das Metacarpale I begrenzt wird, mehrere rundliche, ganz im Bindegewebe eingeschlossene Hautknochen von Erbsengröße und kleiner gefunden wurden. Sie sind bis jetzt noch nicht beschrieben worden.

Die Ausbildung von Hautknochen an dieser Stelle kann man in Zusammenhang bringen mit der besonderen Beanspruchung des Flossenvorderrandes beim Schwimmen<sup>1)</sup>, aber auch damit, daß das schwere Tier, wenn es gelegentlich ans Land gehen muß (Eiablage) sich vorwiegend auf diesen Teil der Flosse stützt. Beide Faktoren mögen wirksam gewesen sein.

## B. Allgemeiner Teil.

**Zusammenfassung der Besonderheiten des *Dermochelys*-Skelets, Vergleich mit dem Skelet verwandter Formen und hieraus sich ergebende Folgerungen über die systematische Stellung von *Dermochelys*.**

### 1. Allgemeine Bemerkungen. Fragestellung.

*Dermochelys* ist eine, besonders im Panzer, sehr wesentlich von allen lebenden Schildkröten abweichende Form. Sie wurde und wird noch jetzt (HAY, 1898; 1908, p. 27) häufig als der Rest eines sehr primitiven Astes des Schildkrötenstammes betrachtet und als Vertreter der Atheca in Gegensatz zu allen übrigen Schildkröten, den Thecophoren, gestellt. Andererseits wurde aber diese primitive Stellung von *Dermochelys* bestritten, indem auf nähere Beziehungen

---

1) Bekanntlich zeigen auch einige Wale hier Hautverknöcherungen, Reste eines früheren Hautpanzers, die am Vorderrande der Brustflossen (und an einigen anderen Stellen) wegen ihrer funktionellen Bedeutung erhalten geblieben sind (vgl. ABEL, 1912, p. 474). An der Vorderflosse von Ichthyosauriern hat FRAAS ebenfalls Hautverknöcherungen im Vorderrande nachgewiesen (ABEL, 1912, p. 475).

zu den Cheloniiden hingewiesen wurde; die Atheca wären nur die am meisten spezialisierten Cheloniiden (BAUR, DOLLO, 1901) oder stammen doch jedenfalls von typischen Thecophoren ab (VAN BEMMELEN, 1895; CASE, 1898; WIELAND, 1906a, 1909). NICK (1912, p. 207, 208) neigt dazu, als Stammform aller Meeresschildkröten eine Form anzunehmen, die schon eine Meeresschildkröte war oder doch jedenfalls eine wasserbewohnende Form; aus dieser sollten dann unabhängig sowohl *Dermochelys* wie die Cheloniiden sich entwickelt haben, womit er sich besonders dem von CASE vertretenen Standpunkte nähert. Diese Frage ist eben von größerem Interesse, weil man es entweder mit einer im Panzer sehr primitiven Form zu tun hat oder mit einer sehr weitgehenden und interessanten Umbildung des Panzers in relativ kurzer Zeit.<sup>1)</sup>

Bei Behandlung der Frage nach der systematischen Stellung von *Dermochelys* sucht NICK (1912) die Eigentümlichkeiten des Kopfskelets in zwei Gruppen zu ordnen; der ersten weist er solche Merkmale zu, deren Zustandekommen als Folge der gleichen Lebensweise von *Dermochelys* und *Chelonia* anzusehen ist oder doch sich unabhängig voneinander in Anpassung an die gleiche Lebensweise ausgebildet haben könnten; es sind dies die Konvergenzen resp. möglicherweise auf Konvergenz beruhenden Ähnlichkeiten. Ihre Erkennung ist von größter Bedeutung, denn diese auf Parallelentwicklung beruhenden Ähnlichkeiten im Bau beider Formen haben für die Beantwortung der Frage nach der Art und dem Grade ihrer Verwandtschaft keinen Wert. Im besonderen ergibt sich noch hierbei, daß *Dermochelys* in zahlreichen Merkmalen eine viel weitergehende Beeinflussung durch das Meeresleben erfahren hat als *Chelonia*: Unterschiede des *Dermochelys*-Skelets gegenüber dem von *Chelonia*, die daraus entstanden sind, bezeichnet NICK als rezente Divergenzen. Eine andere Gruppe von Merkmalen sind solche, die weder auf Konvergenzentwicklung zurückgeführt noch als rezente Divergenzen erklärt werden können: es sind die primitiven Merkmale, Übereinstimmungen, welche man als gemeinsames Erbgut betrachten darf, ferner solche Unterschiede, die den Charakter alter Divergenzen zu tragen scheinen. Sie allein sind wertvoll für die Erkennung der phyletischen Zusammengehörigkeit von *Dermochelys* und *Chelonia*.

An die Spitze der Merkmale, die man als Folge des Meeres-

1) Nähere Angaben über die Literatur brachte NICK, 1912 (p. 7—11); um Wiederholungen zu vermeiden, sei darauf verwiesen.



lebens ansehen muß, stellt Nick den großen Knorpelreichtum des Meerschildkrötenschädels im allgemeinen und des *Dermochelys*-Schädels im besonderen. Wie meine Untersuchungen dartun, zeigt das übrige Skelet genau das gleiche Verhältnis. Der hohe Knorpelgehalt des Skelets der Seeschildkröten ist also kein Beweis für eine nähere Verwandtschaft dieser Tiere; es kann sich genau so gut um eine parallele Umbildung infolge der gleichen marinen Lebensweise handeln, um eine Konvergenz. Als eine rezente Divergenz ist, vom gleichen Gesichtspunkte aus, der ungleich größere Knorpelreichtum zu betrachten, den das *Dermochelys*-Skelet im Vergleiche mit dem Cheloniidskelet aufweist.

Diesen Knorpelreichtum des Meerschildkrötenskelets darf man aus dem Grunde als Folge der pelagischen Lebensweise betrachten, weil man entsprechende Befunde bei anderen marinen Reptilien, z. B. Ichthyosauriern und Mosasauriern, gemacht hat. Die Ossification geht bei derartigen Tieren viel langsamer vor sich als bei Landbewohnern, so daß man bei ihnen an vielen Stellen noch Knorpel vorfindet, wo man hätte erwarten dürfen, Knochen zu finden. So enthält z. B. der Carpus und Tarsus einer selbst sehr großen *Dermochelys* unvergleichlich viel mehr Knorpel, als bei jeder anderen rezenten Schildkröte auf einer entsprechenden Entwicklungsstufe angetroffen wird. Im Carpus von *Dermochelys* z. B. bildet das Radiale anscheinend niemals mehr einen Knochenkern aus (vgl. hierzu S. 461). In diesem Zusammenhange erinnere ich auch an die bei meinem Exemplar gewaltigen Knorpelplatten der Supracoracoide — das rechte mißt 8,5 cm in der Breite und 10 cm in der Länge —, die von einer 2—3 cm dicken Knorpelmasse gebildete Gelenkpfanne für den Gelenkkopf des Humerus, an den größtenteils aus Knorpel bestehenden Gelenkkopf des Humerus selber und den benachbarten 5 cm hohen und 6 cm breiten Knorpelzapfen des Processus medialis (FÜRBRINGER). Für das Femur gilt in dieser Beziehung entsprechendes wie für den Humerus. Weiterhin zeichnet sich der Beckengürtel durch eine ungemein große knorplige Epipubis aus und durch seine ansehnlichen nach Art von Knorpelhörnern gebildeten Praepubica. Auch das Knorpligbleiben der Ischiopupicalbrücke bei *Dermochelys* und *Chelonia* mag hier Erwähnung finden. Weiter glaube ich hier anführen zu können: die knorplig-bindegewebige lockere Vereinigung von Ilium und Sacralrippen einerseits und Sacralrippen und Sacralwirbel andererseits.

Als möglicherweise nur auf Konvergenz beruhend muß ich

auch die verhältnismäßige Kleinheit des Sacrums, des Beckens und der Hinterextremitäten bei *Chelonia* und *Dermochelys* betrachten. Denn wenn man die Art der Befestigung des Beckens an der Wirbelsäule, überhaupt die ganze Beckenregion betrachtet, drängt sich der Gedanke auf, daß in diesem Gebiete des Skelets eine Rückbildung erfolgt sei. Dieser Vorgang mag ausgegangen sein von der Verkleinerung der Hinterextremitäten — HAY, 1908, p. 16: „The hinder limb is reduced in size, as in the *Cheloniidae*, . . .“ —, die nur noch zur Steuerung, weniger zum aktiven Schwimmen dienen (DOLLO, 1903, p. 833); er übertrug sich auf das Becken, das bei *Dermochelys* recht schwach erscheint für ein so großes Tier, und beeinflusste natürlich auch die Sacralwirbel, deren Zusammenhang mit dem Ilium so locker wurde, daß er niemals für die Bedürfnisse eines gleichschweren, landbewohnenden, seine Hinterbeine als Träger der Körperlast verwendenden Tieres ausreichen würde. Unmittelbar spricht auch die verhältnismäßig viel stärkere Ausbildung der Beckenregion bei *Archelon ischyros* und *Protostega* (vgl. WIELAND, 1909, fig. 4 u. 9) für eine erfolgte Reduktion derselben bei *Dermochelys*.

Bei den Seeschildkröten, vor allem bei *Dermochelys*, ist also an vielen Stellen, offenbar wo dies aus mechanischen Gründen möglich war, die Verknöcherung des Knorpelskelets unterblieben; zum Teil, z. B. im Knorpelreichtum von Carpus und Tarsus, dürfte eine bestimmte Anpassung vorliegen, indem Hand- und Fußwurzel dadurch eine mehr nachgiebige Verbindung der Flossen mit dem Unterarm resp. dem Unterschenkel darstellten, als es der bei den Stammformen gut verknöcherte Carpus und Tarsus gewesen war. Aber meist ist nicht klar ersichtlich, in welcher Hinsicht eine Anpassung vorliegen könnte, und dies legt die Schlußfolgerung nahe, daß die langsamere, mangelhaftere Verknöcherung des Skelets nicht so sehr eine Anpassung ans Meeresleben ist, als vielmehr eine Folge desselben, indem dadurch die Verknöcherung, soweit es nicht nachteilig ist, verlangsamt wird, schließlich selbst unterbleibt (z. B. im Radiale) (vgl. hierzu auch NICK (1912), p. 185). NICK fand auch Anzeichen dafür, daß an zahlreichen Stellen des Schädels sowohl von *Dermochelys* wie in geringerem Maße von *Chelonia* der Knochen reduziert wurde, der nicht knorplig präformiert war, so daß ein Ersatz durch Knorpel nicht eintrat. Ein ganz entsprechender Vorgang, auf den ich jetzt schon des Zusammenhangs wegen hinweisen will, dürfte sich, wie auch DOLLO (1901) angenommen hat, in dem jüngsten Abschnitt der phylogenetischen Entwicklung des Hautpanzers bei *Dermochelys* ab-

gespielt haben. Besonders deutlich geht das aus dem Zustand des Bauchpanzers hervor, und zwar dürfte mit der sekundär erfolgten Verstärkung der durchschnittlich 3 cm dicken Bindegewebsschicht der Bauchseite Hand in Hand gegangen sein sowohl eine Reduktion der epithecalen Bauchpanzerschicht, die ganz sicher keinen primitiven Zustand mehr darstellt, wie auch der thecalen, des Plastrons (vgl. hierzu S. 482 u. 484). Der Rückenpanzer ist in dieser Hinsicht nicht so einfach zu beurteilen. Ohne weiteres ergibt sich allerdings, daß der thecale Rückenpanzer stark reduziert worden sein muß, da Neuralia völlig fehlen und die Rippen nur sehr geringe Verbreiterungen zeigen, so daß Costalia ebenfalls entweder ganz verschwunden oder nur noch in sehr geringen Resten erhalten geblieben sind. Verhältnismäßig gut ausgebildet ist nur noch das Nuchale. Weniger klar liegen die Verhältnisse des epithecalen Rückenpanzers von *Dermochelys*. Da er jedoch, wie der stark reduzierte Bauchpanzer, ebenfalls eine dicke Bindegewebsschicht als Unterlage besitzt, erscheint es im Hinblick hierauf und im Hinblick auf das mächtige Epithecalskelet des nahverwandten fossilen *Psephophorus* doch äußerst wahrscheinlich, daß auch das epithecale Rückenschild bei den unmittelbaren Verfahren von *Dermochelys* dicker und stärker ausgebildet war, aber gleich dem Bauchpanzer unter dem Bestreben, die Masse des schweren Knochens möglichst zu beschränken, und unter gleichzeitiger sekundärer Verstärkung der Bindegewebsschicht zu jenem dünnen Belag von knöchernen Mosaikplättchen rückgebildet wurde, den wir heute bei *Dermochelys* (vgl. DOLLO, 1901) antreffen. Aus demselben Entwicklungsbestreben mögen sich auch die Fontanellen im Panzer der Cheloniiden erklären lassen. Auch bei Walen (ABEL, 1912, p. 471) läßt sich unter dem Einfluß des Meereslebens ein gleicher allgemeiner Rückgang der Verknöcherungen, insbesondere des Hautpanzers, feststellen (vgl. auch Ichthyosaurier, Plesiosaurier und Thalattosuchier [ABEL, p. 477]).

Der Knorpelreichtum und die Verminderung der Knochensubstanz im Skelet der Seeschildkröten können also eine Konvergenzerscheinung darstellen. Auch fanden wir, daß *Dermochelys* im Vergleich zu *Chelonia* eine viel stärkere Beeinflussung durch das Meeresleben erfahren hat. Wichtig ist diese Erkenntnis deshalb, weil daraus hervorgeht, daß der höhere Knorpelgehalt des *Dermochelys*-skelets gegenüber dem Cheloniidenskelet nicht ohne weiteres als ein primitives Merkmal gedeutet werden darf, sondern sich ebenso wie die bei *Dermochelys* in höherem Maße als bei Cheloniiden er-



folgte Reduktion des Knochens wohl als höhere Anpassung, als rezente Divergenz dokumentiert. Die höhere Spezialisierung von *Dermochelys* für die schwimmende Lebensweise äußert sich auch in der schlankeren Rumpfform, vor allen Dingen aber in dem Bau der Extremitäten. Der Humerus von *Dermochelys* hat sich viel weiter von der Urform des Schildkrötenhumerus entfernt, als dies bei Cheloniiden der Fall ist. Er ist nicht allein der verhältnismäßig kürzeste, sondern auch breiteste bekannte Schildkrötenhumerus (WIELAND, 1900; DOLLO, 1903). Der Unterarm zeichnet sich gleichfalls dem der Cheloniiden gegenüber durch stärkere Verkürzung aus. Im Carpus muß die riesige Vergrößerung des Pisiformes mit der Umbildung der Hand zu einem höchst vollkommenen Ruderorgan in Verbindung gebracht werden, ebenso die bedeutende und bei *Dermochelys* im Verhältnis zu Cheloniiden viel stärkere Verlängerung der Metacarpalien und Phalangen. Auch darin, daß die Endphalangen der *Dermochelys*hand — für den Fuß gilt dasselbe — keine Krallen mehr haben, während bei *Chelonia* an der Hand noch Krallen am ersten Finger vorkommen, bei Protostegiden sogar noch an dreien, tritt diese höhere Spezialisierung von *Dermochelys* zutage.

Diese vollkommenere Anpassung von *Dermochelys* an das Leben im Meere kann man nach NICK auf zwei Ursachen zurückführen. Einmal könnte *Dermochelys* ein längeres pelagisches Leben hinter sich haben als die übrigen Seeschildkröten; dann wäre aber auch möglich, daß *Dermochelys* und Cheloniiden sich ungefähr gleichzeitig dem Meere zugewandt hätten und *Dermochelys* nur infolge eines ihr eigenen leichteren Umbildungsvermögens oder unter dem Einfluß einer etwas anderen Lebensweise jenen Vorsprung in bezug auf Anpassung vor den Cheloniiden erreicht hätte. Besonders mit Unterschieden in der Art des marinen Lebens (ob Küstenformen oder Hochseetiere, Pflanzenfresser oder Carnivoren) der Stammformen wird zu rechnen sein. Wir werden also bei unseren, vor allem eine Prüfung der Verwandtschaft bezweckenden, vergleichenden Betrachtungen über das Skelet von *Dermochelys* darauf zu achten haben, daß wir uns nicht durch mögliche Konvergenzen oder rezente Divergenzen irreführen lassen; sondern wir müssen besonders diejenigen Merkmale in Betracht ziehen, die, sei es als gemeinsames Erbgut, sei es als alte Divergenzen, die wesentliche Grundlage für die Beurteilung der Verwandtschaft von *Dermochelys* und der Cheloniiden bilden.

## 2. Das Stamm- und Gliedmaßenskelet.

Hinsichtlich der Halswirbelsäule ist *Dermochelys* und *Chelonia* gemeinsam die verhältnismäßige Kürze des Halses, die charakteristische Art der Gelenkbildung zwischen den einzelnen Wirbeln und zwischen dem 8. Halswirbel und der Nackenplatte, das Selbstständigbleiben der oberen Bogen, das Auftreten ventraler Cristae und die primitive Ausbildung von Atlas und Epistropheus. Ähnlich bei *Dermochelys* und Cheloniiden sind auch die Verhältnisse der Rumpf-, Sacral- und Schwanzregion. Was dabei vielleicht als Konvergenzerscheinung zu deuten wäre, wurde schon bezeichnet (S. 444 f.), wie z. B. die unvollständige Differenzierung der Zwischenwirbelscheiben (auch im Halse), Kleinheit der Sacralwirbel und Verkürzung des Schwanzabschnitts. Die Ähnlichkeit in der Bildung des Cerviconuchalgelenkes von *Dermochelys* und Cheloniiden glaubte HAY 1898, p. 932, als Konvergenz deuten zu können. Ich halte diese Ansicht für kaum zutreffend, weil auch die *Toxochelyidae* (WIELAND, vgl. HAY, 1908, p. 164) und die *Protostegidae* (WIELAND, 1909, p. 115) dieses Gelenk besitzen. Auch zeigen *Dermochelys* und die Cheloniiden, im Gegensatz zu den anderen Schildkröten, wie BAUR ausdrücklich betont (1889b, p. 186 und 1890, p. 533; vgl. hierzu S. 445), ausnahmslos dieselbe komplizierte und eigentümliche Gelenkbildung der Halswirbel, wodurch doch sehr wahrscheinlich wird, daß dieser Gelenktyp von den gemeinsamen Vorfahren übernommen worden ist. Besonders die Art der Verbindung des 6. und 7. Wirbels ist interessant: auch bei den Cheloniiden finden wir hier plane Endflächen der Wirbelkörper und keinen Gelenkspalt mehr (vgl. BOULENGER, 1889, p. 160, auch die Fußnote), eine Eigentümlichkeit, die sonst nirgends wieder gefunden wird.

Die Ähnlichkeit in der komplizierten Art der Verbindung der Wirbelkörper weist auf Verwandtschaft von *Dermochelys* mit Cheloniiden hin, und zwar um so deutlicher, als die Beweglichkeit in den Wirbelverbindungen bei *Dermochelys* eine so geringe ist, daß die wechselnde Gestalt der Verbindungen funktionell jetzt bedeutungslos sein muß, Konvergenz hier also kaum in Frage kommen kann.

*Dermochelys* muß diese wechselnde Wirbelverbindung von ihren Stammformen ererbt haben, und zwar muß bei diesen die Verbindung der Wirbelkörper eine viel beweglichere gewesen sein, denn sonst hätte sich dieser Zustand nie ausgebildet; dies kann nur geschehen sein

zu einer Zeit, als diese Komplikation funktionell noch wichtig war. Mehr oder weniger trifft dies auch für die Cheloniiden zu; denn auch bei diesen Schildkröten scheint doch die Beweglichkeit des Halses zu gering, bei der Kürze des Halses auch von zu geringer Bedeutung, als daß sich hier die abwechselnde Gelenkbildung neu ausgebildet haben könnte.

Die *Toxochelyidae* (vgl. WIELAND, 1902, p. 2 und HAY, 1908, p. 166) und *Protostegidae* (vgl. WIELAND, 1909, p. 113) zeigen zwischen dem 6. und 7. Wirbelkörper noch keine plane Gelenkflächen, sondern der 6. Wirbel ist hinten konvex, der 7. vorn konkav. Dasselbe finde ich bei *Chelydra*, und es ist bekanntlich bei Cryptodiren (auch bei den Testudiniden) der verbreitetste Zustand.

Denken wir uns nun die planen Flächen in der Verbindung des 6. und 7. Wirbels durch den primitiveren, gebogenen ersetzt, so bekommen wir für die ganze Halswirbelsäule folgendes Schema <sup>1)</sup>:

(I (II (III (IV) V) VI) VII) VIII)

Die drei vordersten Wirbelkörper sind opisthocöl, der 4. ist bikonvex, die 4 hinteren (5.—8.) sind procöl. Und dies ist ein Zustand, den wir bei *Chelydra* und, mit geringen Modifikationen, bei vielen anderen Cryptodiren finden. Aber nur bei diesen, nicht bei Trionychiden (wenn wir *Carettochelys*, wo wir die Halswirbelsäule noch nicht vollständig kennen, außer Betracht lassen) und nicht bei Pleurodiren. Auch die Amphichelydia zeigen andere, wohl wesentlich primitivere Verhältnisse (vgl. HAY, 1908, p. 20, 79, 90). Besonders die bikonvexe Gestalt des 4. Halswirbels kommt den *Chelydridae*, *Platysternidae* und (meisten) *Testudinidae* zu und fehlt allen Pleurodiren, Trionychiden (*Carettochelys* vielleicht ausgenommen) und Amphichelydia.

Die Art der Verbindung der Halswirbel von *Dermochelys* weist also auf eine Verwandtschaft dieser Form mit den Cheloniiden hin, wie es zuerst BAUR, 1886, p. 687; 1889b, p. 186 und 1890, p. 533 betonte; sie spricht weiter für eine Abstammung sowohl von *Dermochelys* wie den übrigen Meeresschildkröten von Cryptodiren, nicht direkt von den in der Halswirbelsäule primitiveren Amphichelydia. Unter den letzteren zeigt *Chisternon hebraicum* allerdings schon den Anfang der Differenzierung der Cryptodiren, denn der 2. und 3. Halswirbel sind

<sup>1)</sup> Man vergleiche das S. 445 gegebene Schema der Wirbelkörperverbindung im Halse bei *Dermochelys*, das auch für Cheloniiden paßt.



opisthocöl, der 5.—8. procöl, wie bei diesen. Aber der 4. ist noch nicht bikonvex, sondern hat noch die anscheinend primitive bikonkave Gestalt; HAY, 1908, p. 90. (Bei *Glyptops*, einer Amphichelydide aus der oberen Jura und Kreide, sind alle Halswirbel noch bikonkav, HAY, 1908, p. 20; bei *Baena riparia*, p. 79, bildet die Verbindung der Wirbelkörper im allgemeinen einen Übergang von *Glyptops* zu *Chisternon*.)

Wir haben schon darauf hingewiesen, daß die komplizierte, wechselnde Verbindung der Halswirbel ihre Erklärung nicht im jetzigen Bau der wenig beweglichen Halswirbelsäule von *Dermochelys* oder den Cheloniiden finden kann. Sie kann nur erklärt werden durch die Annahme, *Dermochelys* und die Cheloniiden stammten von (cryptodiren) Schildkröten ab, bei denen die Halswirbelsäule einer sehr starken Krümmung, besonders in der Gegend des 4. Halswirbels (der bikonvex ist), fähig war. Dann müssen wir aber auch annehmen, daß *Dermochelys* und die Cheloniiden von cryptodiren Schildkröten abstammen, die ihren Kopf in den Panzer zurückziehen konnten, wie es jetzt *Chelydra* noch zu tun vermag. Die Halswirbelsäule wird dann auch wohl länger gewesen sein als jetzt bei *Dermochelys* (bei *Toxochelys* war die Halswirbelsäule noch beinahe doppelt so lang wie der Schädel (HAY, 1908, p. 166, nach WIELAND, 1902, p. 102); bei *Chelone mydas* finde ich den Hals  $1\frac{2}{3}$  mal so lang wie den Schädel, bei *Dermochelys* noch nicht  $1\frac{2}{3}$  mal so lang, den Schädel immer bis zum Hinterhauptcondylus gemessen). Die schwimmende Lebensweise ist wohl ohne weiteres als der hier umbildende Faktor zu erkennen, da ein weniger beweglicher und kürzerer Hals beim Schwimmen vorteilhaft sein mußte (s. Wale usw.); dafür wurde die Möglichkeit, den Kopf in den schützenden Carapax zurückziehen zu können, aufgegeben. Vielleicht hatte diese Fähigkeit auch in der neuen Umgebung viel von ihrem Nutzen eingebüßt; auch kommt die erhebliche Größe und enorme Körperkraft dieser Tiere in Betracht, die ihr wohl eine aktive Verteidigung viel eher erlaubte, als es bei den kleineren, landbewohnenden Stammformen der Fall war.

Die Ähnlichkeit zwischen der Halswirbelsäule von *Dermochelys* und Cheloniiden ist also sehr speziell und kann in ihrer Gesamtheit weder in der abwechselnden Form der Verbindung der Körper noch im eigentümlichen Gelenke zwischen Nuchale und Dornfortsatz des 8. Halswirbels, durch Konvergenz, durch gleiche Anpassung infolge gleicher Lebensweise erklärt werden, sondern nur als ein Zeichen näherer Verwandtschaft. Primitivere Züge zeigt die Wirbelsäule

von *Dermochelys* gegenüber derjenigen der Cheloniiden durch die besonders ausgeprägte Körternatur des Processus odontoides des Epistropheus und das Vorkommen rudimentärer Intercentra oder unterer Bogen (vgl. S. 442 u. 451) und stärker entwickelter Rippen im Schwanzabschnitt; derselbe ist auch weniger verkürzt worden als bei Cheloniiden.

Gewisse Anhaltspunkte für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen *Dermochelys* und Cheloniiden ergibt ein Vergleich des Carpus und Tarsus. Die Ähnlichkeiten zwischen beiden Formen sind hier bemerkenswerterweise ja recht erheblich und so bezeichnend für die Seeschildkröten, daß RABL (1910) daraufhin versuchte, die Cheloniiden und Dermochelyiden als Eretmopoden zusammenfassen und in schärfsten Gegensatz zu allen übrigen Schildkröten, den Dromopoden, zu bringen.

Die wichtigste Ähnlichkeit zwischen dem Carpus von *Dermochelys* und dem von Cheloniiden bildet das Auftreten nur eines Centrales, statt zweier bei den Land- und Flußschildkröten, wo sie allerdings allgemein nachträglich verwachsen. Weiter das große Pisiforme des im Vergleich mit dem Unterarm überhaupt großen Carpus. Die geringe Größe des Radiales erhöht die Ähnlichkeit. BAUR (1889b, p. 189) war wohl der Erste, der diese Ähnlichkeit betonte; er schreibt: „Nichts desto weniger aber sind die Verhältnisse des Carpus von *Dermochelys* absolut identisch mit denen der *Cheloniidae* und nur mit diesen zu vergleichen. Es findet sich nur ein Centrale, und das Intermedium berührt das Carpale<sup>1)</sup>, wodurch das Centrale vom Radiale ausgeschlossen wird (bei BAUR gesperrt). Bei keiner anderen Schildkröte kommt dieses Verhältnis vor.“

Von allen neueren Arbeiten über den Carpus der Schildkröten tritt diejenige RABL's (1910) hervor wegen der Menge der untersuchten und vorzüglich abgebildeten Carpusformen: auch auf *Dermochelys* wird darin Bezug genommen. RABL greift zurück auf zwei seiner früheren Veröffentlichungen: „Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten“ (in: Z. wiss. Zool., Vol. 70) und „Ueber einige Probleme der Morphologie“ 1903. Auf Grund von Folgerungen, die einestheils an die eigentümliche Armhaltung der

1) Hierzu muß ich bemerken, daß bei *Chelonia* das Intermedium das (1.) Carpale nicht erreicht und das Centrale mit dem Radiale articuliert (vgl. Textfig. B, S. 497); BAUR's Angabe trifft zu für *Thalasseochelys* (vgl. Fig. C, S. 497).

Schildkröten, anderenteils an die von ihm für primitiv gehaltenen Formen des Carpusbaues der Amphibien anknüpfen, dann sich noch stützen auf den Bau des Schildkrötenschädels sowie Bau und Entwicklung der Rippen, kommt RABL dazu, die Schildkröten in zwei scharf gesonderte und sehr ungleich große Gruppen zu teilen. Zu der ersten, den Eretmopoden (*Euereta* s. *Pinnata*), rechnet er die *Cheloniidae* und *Sphargidae* s. *Dermochelyidae*, zu der zweiten, den Dromopoden (*Digitata*), alle übrigen Schildkröten. Seine Auffassung möge im Genaueren durch folgende Zitate charakterisiert werden: „Bausteine“, 1910, p. 132. „Die Eretmopoden bilden, insoweit das Verhalten des Carpus (und Tarsus) in Betracht kommt, für sich eine streng abgeschlossene Gruppe, eine ebenso streng abgeschlossene, nur sehr viel artenreichere Gruppe bilden die Dromopoden.“

Bezüglich des Carpus der Dermochelyiden und Cheloniiden, die er als nahe verwandte Familien betrachtet, bemerkt RABL zusammenfassend folgendes, p. 83: „Nach dem Gesagten haben wir es bei *Chelonia*, *Thalassochelys* und *Dermochelys* mit einer ausserordentlich primitiven Form des Carpus zu tun.“<sup>1)</sup> Und p. 84: „Was den Carpus der Cheloniden so ursprünglich erscheinen läßt, ist vor allem das einfache Centrale und das Verhalten der Basalia<sup>2)</sup> [Carpalia]. Es wurde schon bemerkt, daß die Urodelen, von denen wir bei Beurteilung des Carpus und Tarsus auszugehen haben, nur ganz ausnahmsweise ein doppeltes oder selbst dreifaches Centrale besitzen, daß wir also in der Zwei- oder Mehrzahl dieses Skeletstückes einen primitiven Charakter nicht erblicken dürfen.“ Über den Carpusbau der Dromopoden schreibt er p. 133: „Die interessanteste Eigentümlichkeit ist wohl das Vorhandensein eines Radiobicentrale. Die Bedeutung dieses Skeletstückes, das gewöhnlich in einem einheitlichen Knorpel zwei Knochenkerne einschließt, wird durch die Entwicklungsgeschichte sicher gestellt. Der Carpus der Dromopoden ist also zum Unterschiede von dem der Eretmopoden durch den Besitz zweier Centralia charakterisiert.“<sup>2)</sup> Zwei Centralia kommen aber nicht, wie GEGENBAUR und seine Schüler gemeint haben, besonders primitiven Formen des Carpus zu, sondern sind, wie die urodelen Amphibien lehren, bei denen nur ausnahmsweise im Carpus und Tarsus das Centrale doppelt ist, als eine secundäre Erscheinung zu betrachten.“

---

1) Bei RABL gesperrt.

2) Ich sperre.



Bis so weit RABL. Mein Befund, daß sich bei *Dermochelys* noch ein zweites (radiales) Centrale anlegt, wenn es auch kaum noch als selbständiges Element in die Erscheinung tritt, ist wohl kaum ungezwungen mit RABL's Auffassung in Einklang zu bringen. Daß es sich hier um ein in Neubildung befindliches Element handeln sollte, scheint mir sehr unwahrscheinlich, weil es funktionell so absolut bedeutungslos erscheint; so ist hier wohl nur an Rückbildung zu denken, und zwar darf, in Anbetracht seiner sehr geringen Entwicklung, die Rückbildung des zweiten Centrales als eine schon länger zurückliegende gedeutet werden. Die Ähnlichkeit aber, die in bezug auf das Centrale zwischen *Dermochelyiden*, *Protostegiden* und *Cheloniiden* besteht, macht es dann doch sehr wahrscheinlich, daß auch bei letzteren das einfache Centrale einen sekundären Zustand darstellt. Im Gegensatz zu RABL halte ich deshalb folgenden phylogenetischen Entwicklungsgang der Centralia für wahrscheinlich: ursprünglich waren beide Centralia selbständig und besaßen wohl auch je einen Knochenkern. Das radiale Centrale trat jedoch in Rückbildung, es verlor zunächst — wie das Radiale — seinen Knochenkern, dann auch seine Selbständigkeit, indem es mit dem ulnaren Centrale verschmolz, um schließlich völlig zurückgebildet zu werden oder mit seinen letzten geringen Resten ebenfalls in das knorplige Intermediocentrale Aufnahme zu finden. Das ulnare Centrale, das aber immer seinen Knochenkern bewahrt hatte, verschmolz dann ebenfalls mit dem Intermedium, womit der heutige Zustand erreicht war. — RABL mußte annehmen, daß bei den Dromopoden zwei Centralia durch Zerfall des ursprünglich einfachen Centrales entstanden seien. Mit dieser Auffassung steht die Tatsache zweifellos in Widerspruch, daß das zweite Centrale des Schildkrötencarpus seine Selbständigkeit bei allen bekannten Formen sehr bald nach der ersten Anlage wieder verliert. Von RABL's Standpunkt aus bleibt es völlig unverständlich, warum überhaupt dieser Zerfall des primitiv einfachen Centrales während der Ontogenese bei den Dromopoden eintreten sollte, wo doch beim erwachsenen Tier die Trennung in zwei Komponenten wieder aufgegeben ist.

Bezüglich der Gesamtkonfiguration des Carpus von *Chelonia* (vgl. Textfig. B), wo Centrale und Radiale miteinander articulieren, verglichen mit der von *Dermochelys* und *Thalassochelys* (Textfig. C), wo dieser Zusammenhang fehlt, vertritt RABL im besonderen die Ansicht, daß der erste, durch *Chelonia* verkörperte Zustand der primitivere sei. Folgendes Zitat möge das beweisen (Bausteine, p. 89): „Wenn tat-

sächlich bei *Dermochelys* das Centrale das Radiale nicht erreichen sollte, so wäre das ein Verhalten, wie es *Thalassochelys* aufweist. Daß dieses Verhalten gegenüber dem von *Chelonia* als sekundär bezeichnet werden muß, wurde schon erwähnt.“

Auch in diesem Punkte kann ich RABL nicht beistimmen und zwar aus folgenden Gründen: das bleibende Centrale von *Dermochelys* entspricht zweifellos seiner Lage nach demjenigen von *Thalassochelys* und dieses dem von *Chelonia*.<sup>1)</sup> Dies nimmt ja auch RABL an.

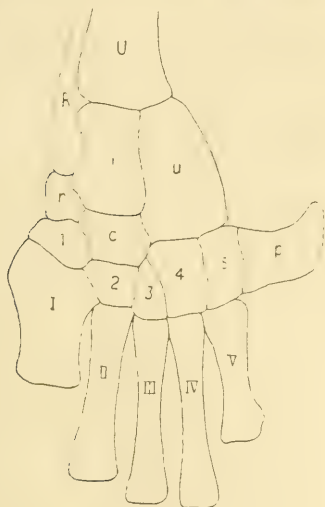


Fig. B.

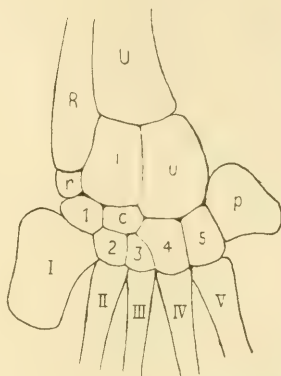


Fig. C.

Fig. B. Handwurzel von *Chelonia mydas* L. nach RABL, 1910, tab. 3 fig. 1, vereinfacht). 1:3. c Centrale. i Intermedium. p Pisiforme. r Radiale. R Radius. u Ulnare. U Ulna. 1—5 Carpale 1—5. I—V Metacarpale 1—5.

Fig. C. Handwurzel von *Thalassochelys caretta* L. (nach RABL, 1910, tab. 3 fig. 3, vereinfacht). ca. 2:3. Die gleichen Buchstaben wie in Fig. B.

In allen Fällen haben wir also im Centrale der Seeschildkröten dasselbe Skeletstück und, wie aus meinen Untersuchungen an *Dermochelys* hervorgeht, ein ulnares Centrale zu erblicken. Das ulnare Centrale kann aber ursprünglich niemals mit dem Radiale articuliert haben; denn das radiale Centrale lag dazwischen. Der Zustand, wie er uns bei *Chelonia* entgegen tritt, muß daher

1) Übrigens kann ja auch bei *Chelonia caurana* der Zusammenhang zwischen Centrale und Radiale fehlen, ein Zustand, der sich dem Befund bei *Dermochelys* und *Thalassochelys* nähert (vgl. C. K. HOFFMANN's Abbildung tab. 10 fig. 11).

sekundär erworben sein, und *Dermochelys* und *Thalassochelys* zeigen einen primitiven Zustand. Die bei *Chelonia* sekundär entstandene Articulation zwischen Radiale und Centrale glaube ich auf zwei Ursachen zurückführen zu können, erstens auf die Verlängerung des Radius, wodurch das Radiale von dem proximalen Ende des Intermediums nach dessen distalem Ende geschoben und ungefähr in dieselbe Querebene mit dem Centrale gebracht wurde, und zweitens auf die Überlagerung des Radius durch die Ulna, was eine Verschmälerung des Carpus nach sich zog, so daß das Radiale an das ulnare Centrale, welches bei *Chelonia* gut entwickelt geblieben war, herangerückt werden mußte. Damit steht auch sehr gut RABL's Befund im Einklang, daß bei *Chelonia*-Embryonen ein zweites Centrale nicht mehr nachweisbar war, denn der Raum zwischen Radiale und ulnarem Centrale, wo früher das radiale Centrale lag, ist bei *Chelonia* überhaupt nicht mehr vorhanden. Mehr als *Chelonia* scheint mir *Thalassochelys* die Möglichkeit zu bieten, daß Reste eines zweiten radialen Centrales nachzuweisen sind, da hier (wie bei *Dermochelys*) Radiale und ulnares Centrale sich nicht berühren.

Der weitere Vergleich zwischen dem Carpus der Cheloniiden und von *Dermochelys* ergibt, daß die letztere Form die weniger differenzierten Verhältnisse darbietet. Die Carpalia sind gleichförmiger entwickelt, Intermedium und Ulnare gleichgroß. Bei den Cheloniiden und den Protostegiden dagegen hat das Ulnare ein bedeutendes Übergewicht gegenüber dem Intermedium erlangt, und von den Carpalien ist bei den Cheloniiden das 4. weitaus das größte, das 3. aber sehr klein. Die Gleichförmigkeit in der Größe der Carpus-elemente von *Dermochelys* darf man wohl als ein primitives Merkmal betrachten, das den Cheloniiden nicht in demselben Grade zukommt. *Dermochelys* ist darin den Cryptodiren ähnlicher geblieben. Bei den Toxochelyidae, diesen primitiven, den Cheloniiden nahe stehenden Meeresschildkröten der Kreide, fehlen auch noch die den Cheloniiden zukommenden Größendifferenzen der einzelnen Elemente des Carpus größtenteils; sie stehen in dieser Beziehung auf derselben primitiven Stufe wie *Dermochelys* (vgl. WIELAND, 1906, p. 293 und HAY, 1908, p. 166). Auch in der geradlinigen Verbindung der Carpusstücke verkörpert *Dermochelys* eine tiefere Stufe der Formentwicklung als die Cheloniiden, bei denen die einzelnen Komponenten der Handwurzel doch mehr differenziert wurden. Man kann dabei allerdings eine sekundäre Vereinfachung nicht ganz ausschließen,



die im Zusammenhang mit der weniger mannigfaltigen Inanspruchnahme des Carpus bei der schwimmenden Lebensweise sich ausgebildet haben könnte. Auf eine solche Vereinfachung weist die Verschmelzung des ulnaren Centrales mit dem Ulnare und des Carpale 4 mit 5 hin. Aber in der Hauptsache möchte ich den Mangel an Differenzierung im Carpus von *Dermochelys* gegenüber dem Cheloniidencarpus für einen primitiven Zustand halten, wo doch auch das Auftreten eines zweiten Centrales auf ursprünglichere Verhältnisse hinweist. Auch die Verschiebung des Radius hinter die Ulna bei Cheloniiden mußte Änderungen im Carpus mit sich bringen, deren Fehlen bei *Dermochelys* die Erhaltung primitiverer Verhältnisse begünstigte.

Besonders auffallend ist aber der ungeheure Knorpelreichtum des *Dermochelys*-Carpus im Vergleich zu demjenigen der Cheloniiden. Dieser Knorpelreichtum scheint mit zunehmendem Alter allmählich abzunehmen; bei schon längst erwachsenen Tieren geht die Verknöcherung immer noch weiter. Dieser Zustand des überaus langsamen Ossificierens der einzelnen Carpuselemente darf nicht als primitiv gedeutet werden, sondern ist vielmehr als eine Folge des Meereslebens zu betrachten (vgl. S. 487).

Die Handwurzel blieb auf einer so unvollkommenen Stufe der Verknöcherung stehen, daß sie infolge ihres hohen Knorpelgehaltes ein besonders elastisches, nachgiebiges Verbindungsstück zwischen Unterarm und eigentlicher Hand bildete. Daß der Aufenthalt im Meere in irgend einer Weise zu der geringen und langsamen Verknöcherung des Carpus in Beziehung steht, ergibt sich aus entsprechenden Befunden bei anderen Meeresreptilien (Mosasauriern, Ichthyosauriern), von denen wir auch annehmen müssen, daß sie von Landformen abstammten, die im Besitze eines gut verknöcherten Carpus waren.

Als zweifellos sekundär muß folgendes am Carpus von *Dermochelys* gedeutet werden: die Rückbildung der Centralia, die bei den erwachsenen Tieren zu einem völligen Verschwinden des radialen, zu einer bedeutenden Verkleinerung des ulnaren führte; dann die Verschmelzung des ulnaren Centrales mit dem Intermedium, der Verlust des Knochenkernes im Radiale sowie die in der distalen Carpusreihe sich geltend machenden Verschmelzungserscheinungen. Außerdem ist sekundär die besondere Größe des Pisiformes. Mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit geht dies aus einer Vergleichstafel hervor, die WIELAND (1906, p. 290) gegeben hat, wonach

*Dermochelys* von allen angeführten Formen, fossilen und rezenten, das relativ größte Pisiforme besitzt.

Der Carpus von *Dermochelys* ist also durchaus nach dem Typus des Carpus der Cheloniiden gebaut, oder, besser gesagt, die Cheloniiden haben einen sehr *Dermochelys*-ähnlichen Carpus. Auf den ersten Blick fällt dies vielleicht durch die Unterschiede in einigen Einzelheiten, besonders in der Form der einzelnen Elemente, noch nicht so sehr auf, aber genauere Prüfung lehrt, daß in den wesentlichen Punkten Übereinstimmung besteht. Die Unterschiede zwischen beiden Formen ergaben sich bei näherer Untersuchung als sekundäre, besonders auf seiten der Cheloniiden erworbene zu erkennen. Die Carpen haben sich nach verschiedenen Richtungen entwickelt, und zwar dürfte *Dermochelys* die Formverhältnisse des Urtyps noch reiner bewahrt haben als z. B. *Chelonia*. Während bei der ersten Form ein Bestreben sich Geltung verschaffte den Carpus zu verbreitern, strebte der Carpus der zweiten Form umgekehrt danach sich zu verschmälern, gleichzeitig aber auch zu verlängern. Nach meiner Ansicht zeigte der gemeinsame Urtyp des Carpus, von dem der *Dermochelys*- wie der Cheloniidencarpus abzuleiten sind, folgende Züge: in der ersten Carpusreihe lagen wohlentwickelt ein Ulnare, Intermedium und Radiale. Das Ulnare dürfte etwas größer gewesen sein als das Intermedium, jedoch nicht so viel wie bei *Protostega* (CASE) und *Archelon* (WIELAND, 1909); Ulnare und Intermedium waren aber bedeutend kürzer als bei *Chelonia* und traten ungefähr in einer Ausbildungsform auf, wie wir sie bei der jungen *Dermochelys* finden. Das Intermedium besaß eine Articulationsfläche sowohl an der Ulna als auch an dem Radius und nicht allein an der Ulna, wie es *Chelonia* zeigt. Das Radiale mußte besser entwickelt gewesen sein als jetzt bei *Dermochelys* und *Chelonia*. In der zweiten Reihe lagen die 5 Carpalia, von denen das 4. das größte, das 5. das kleinste war. Die 3 ersten waren ungefähr gleichgroß. In verhältnismäßig rezenter Zeit, denn bei der jungen *Dermochelys* ist eine Grenze noch vorhanden, hat bei *Dermochelys* eine Vermelzung von Carpale 4 und 5 stattgefunden, während *Chelonia* keine Verschmelzung dieser Carpalia, dagegen eine auffallende Verkleinerung von Carpale 3 erwarb. Das Pisiforme der hypothetischen Urform muß bedeutend kleiner gewesen sein, als es heute bei *Dermochelys* ist. Am meisten jedoch unterschied sich jener Urcarpus von dem der Cheloniiden und von *Dermochelys* durch den Besitz zweier und, wie man annehmen muß,

wohl entwickelter Centralia. Dies ergibt sich aus dem Befund bei der jungen *Dermochelys* und aus der Notwendigkeit, den Cheloniidencarpus von einem in bezug auf Anordnung der Elemente mehr *Dermochelys*-ähnlichen Carpus abzuleiten. Das radiale Centrale dürfte ursprünglich mit dem Radiale articuliert haben. Die bei *Chelonia* zwischen Centrale und Radiale bestehende Articulation muß ich im Gegensatz zu RABL als sekundär erworben betrachten, da es ein ulnares Centrale ist und deshalb ursprünglich niemals mit dem Radiale articuliert haben kann (vgl. S. 497). Die Konfiguration des Carpus von *Chelonia* läßt sich auf die des *Thalassochelys*-Carpus zurückführen, der in gewissem Sinn über die hypothetische Urform das Verbindungsglied zum *Dermochelys*-Carpus darstellt. Im Hinblick auf die Articulationsverhältnisse des *Dermochelys*- und *Thalassochelys*-Carpus, insbesondere des Centrales, müssen wir annehmen, daß bei Cheloniiden und Dermochelyiden zunächst dieselben Entwicklungsbestrebungen geherrscht haben. Wie bei den Dromopoden (RABL) ein frühzeitiger Verschmelzungsprozeß der beiden gut entwickelten Centralia beobachtet werden kann, fand auch das gleiche bei den Eretmopoden (Cheloniiden und *Dermochelys*) statt. Dies ergibt sich daraus, daß das knorpelige Centrale bei der jungen *Dermochelys* von dem Intermedium durch eine sehr deutliche, die beiden Centralien voneinander aber durch eine äußerst feine Grenze geschieden werden. Dann muß in die Folge sowohl bei *Dermochelys* wie bei Cheloniiden eine starke Rückbildung des radialen Centrales sich geltend gemacht haben, wobei dies, wie auch das Radiale von *Dermochelys*, seinen Knochenkern ganz verlor, um schließlich völlig rückgebildet zu werden oder nach dem erfolgten Anschluß des ulnaren Centrales an das Intermedium ebenfalls mit seinen letzten Resten in dem so entstandenen Intermediocentrale Aufnahme zu finden. Hiermit war die bei *Dermochelys* und *Thalassochelys* verkörperte Konfiguration des Carpus erreicht. Dann setzte eine divergierende Entwicklung ein. Der *Dermochelys*-Carpus zeigte das Bestreben sich zu verbreitern. Dies offenbart sehr deutlich die phylogenetische Entwicklungsgeschichte des Pisiformes; es mußte, damit eine der Länge des mächtigen Metacarpal- und Phalangenabschnittes entsprechende Breite des Carpus zustande kommen konnte, das Pisiforme um ein Beträchtliches größer werden als Ulnare und Intermedium, die beiden nächstgrößten Carpuselemente, zusammengenommen. Demgegenüber beachte man die verhältnismäßige Kleinheit des Pisiformes bei *Chelonia*; es ist bei dieser Form noch kleiner als das



Intermedium, das selbst wieder dem Ulnare an Größe nachsteht (vgl. Textfig. B. S. 497). Da die Verbreitungsbestrebung im Carpus von *Dermochelys* hauptsächlich die Größe des Pisiformes beeinflusste — wie ich nebenbei erwähnen will, war es bei den Protostegiden das Ulnare —, blieb der Carpus im allgemeinen auch viel näher der gemeinsamen Urform als der Cheloniidencarpus, der sich in der Folge nach einer ganz anderen Richtung differenzierte. Bei *Chelonia* schob sich die Ulna über den Radius; infolgedessen mußte sich der Carpus verschmälern, aber auch zu einer Verlängerung der Ruderplatte beitragen, was bei *Dermochelys* anscheinend ausschließlich der Metacarpal- und Phalangenabschnitt besorgte. Der Carpus von *Chelonia* wurde derartig in die Länge gestreckt, daß sein Durchmesser, gemessen von der Ulna bis zur distalen Endfläche des Carpale 3, das größte (III.) Metacarpale an Länge übertrifft, während bei *Dermochelys* der Carpus etwa nur die halbe Länge des Metacarpale III zeigt. Außerdem wirkte auf den Carpus von *Chelonia* umgestaltend die Verlängerung des Radius oder, was denselben Erfolg haben mußte, die stärkere Verkürzung der Ulna. Dadurch wurde das Radiale von dem proximalen Ende des Intermediums nach dessen distalem Ende geschoben und geriet ungefähr in dieselbe Querebene wie das Centrale, mußte bei dem im Carpus von *Chelonia* auftretenden Bestreben, den Querdurchmesser zu verringern, an das Centrale herangerückt werden und mit ihm in Articulation geraten. Dies war dadurch möglich, daß bei *Chelonia* das radiale Centrale verloren gegangen ist; RABL konnte es bei seinen Embryonen nicht finden. RABL selbst deutete natürlich (vgl. das oben über RABL's Ansicht Gesagte) dieses Fehlen als einen ursprünglichen Zustand. An sich schon unwahrscheinlich (weil die Neubildung eines Elementes, welches überall das Bestreben zeigt, seine Selbständigkeit zu verlieren, durchaus unverständlich wäre), wird die Ansicht RABL's direkt hinfällig durch meine Entdeckung eines rudimentären, radialen zweiten Centrales bei der jungen *Dermochelys*.

Der Vergleich des *Dermochelys*- und Cheloniiden-Carpus ergab also, daß beide nach entgegengesetzten Richtungen hin differenziert worden sind. Es ist deshalb nicht möglich, den einen Typ aus dem anderen abzuleiten, vielmehr muß man für die beiden einen gemeinsamen Ausgangstyp annehmen, den zu charakterisieren ich oben versucht habe. Der *Dermochelys*-Carpus verkörpert den Ausgangszustand noch reiner als der

*Chelonia*-Carpus. Nach dem Carpusbau müssen zwar nähere verwandtschaftliche Beziehungen zwischen den Cheloniiden und *Dermochelys* bestehen, die weitgehende Spezialisierung beider Handwurzeltypen zwingt aber zu der Annahme, daß die Trennung zwischen Dermochelyiden und Cheloniiden schon in früherer Zeit erfolgte.

Während der Carpus von *Chelonia* und *Dermochelys* zunächst eine gleichlaufende, dann eine divergierende Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben dürfte, zeigt eine vergleichende Betrachtung des Tarsus, daß hier die formgebenden Faktoren dauernd ungefähr dieselben geblieben sind. Der Knorpelreichtum des *Dermochelys*-Tarsus gegenüber dem Cheloniiden-Tarsus ist ebenso zu beurteilen wie beim Carpus. Das Studium der Verschmelzungserscheinungen zwischen den einzelnen Tarsalien der proximalen Reihe lehrt, daß *Dermochelys* in der Mitte steht zwischen *Chelonia* und *Thalassochelys*. Die weitestgehende Verschmelzung im Protarsus zeigt die erwachsene *Chelonia* (Protarsus ein einheitlicher Knochen), die junge *Chelonia* stimmt mit der erwachsenen *Dermochelys* überein (Protarsus ein einheitlicher Knorpel mit zwei Knochenkernen), und die junge *Dermochelys* gleicht der erwachsenen *Thalassochelys caretta* (Astragaloscaphoid und Calcaneus [Fibulare] getrennt). Im Mesotarsus verhalten sich *Chelonia* und *Thalassochelys* gleich. Tarsale 1, 2 und 3 sind selbständig, doch hat das 3. schon das Bestreben, sich an das verschmolzene 4. und 5. anzuschließen. Bei *Dermochelys* äußern sich im Mesotarsus noch stärkere Verschmelzungsbestrebungen als bei Cheloniiden (vgl. S. 468). Aber ich glaube diesem Merkmal eine geringere Bedeutung zuschreiben zu dürfen als der viel stärkeren Differenzierung und Individualisierung der distalen Tarsalien bei den Cheloniiden. Insgesamt betrachtet dürfte daher der Tarsus von *Dermochelys* noch etwas primitiver sein als derjenige der Cheloniiden. Die Ähnlichkeit beider Tarsen steht in Einklang mit einer Verwandtschaft der Cheloniiden mit *Dermochelys*. Sie kann aber als Beweis für diese Verwandtschaft nicht herangezogen werden, da ein ähnlicher Tarsus auch bei Landschildkröten gefunden wird und eine wesentliche Differenzierung des Tarsus bei den Meeresschildkröten nicht stattgefunden hat. — Der Tarsus der Protostegiden stimmt in seinen Formverhältnissen mehr mit dem von *Dermochelys* überein als mit dem der Cheloniiden. Die Tarsalia distalia sind ziemlich gleichförmig entwickelt, und im Protarsus scheint ein Astragalo-

scaphoid und ein Calcaneus (Fibulare) vorhanden gewesen zu sein (vgl. WIELAND, 1906, p. 291). Diese Ähnlichkeit berechtigt zu der Annahme, daß der Protostegidentarsus auch ähnlich mit Unterschenkel bzw. Metatarsus articuliert hat wie der *Dermochelys*-Tarsus. Hiermit stimmt aber nicht WIELAND's Rekonstruktionsbild auf p. 291 seiner „Osteology of Protostega“, das die nach meiner Ansicht hier bestehenden Verhältnisse weniger zutreffend wiedergibt als die Photographie des natürlichen Objekts auf tab. 32. Tibia und Fibula haben etwas weiter fibularwärts verschoben am Protarsus articuliert, ebenso der gesamte Metatarsalabschnitt am Mesotarsus. Wie bei *Dermochelys* und den Cheloniiden wird Metatarsale I außer an dem ersten auch noch ein Articulationsgebiet an dem 2. Tarsale besessen haben. Ebenso dürften Metatarsale II und Metatarsale III außer mit den ihnen entsprechenden Tarsalien noch in geringem Grade mit dem folgenden in Berührung gewesen sein.

Außerdem gibt WIELAND's Zeichnung und auch seine Photographie auf tab. 31 und 32 die Zehenstellung wahrscheinlich nicht richtig an. Besonders der erste Finger dürfte in natürlicher Lage nicht so weit abgespreizt gewesen sein, denn ebenso wie die Ruderflosse von *Dermochelys* oder gar die noch kleinere von *Chelonia* eine besondere Stützung des Flossenvorderrandes benötigt, wie sie durch Aneinanderlagerung der drei ersten Zehen erzielt wird, bedurfte die gewaltige Ruderplatte von *Protostega* einer gleichen Einrichtung.

Der Schultergürtel aller Schildkröten bietet zu wenig charakteristische Besonderheiten, als daß ein Vergleich besondere Aufschlüsse über unsere Frage geben könnte. Immerhin ist aber die auffallende Ähnlichkeit zwischen dem Schultergürtel von *Dermochelys* und dem der Cheloniiden bemerkenswert.

Demgegenüber erfuhr der Beckengürtel in der Ordnung der Schildkröten eine weit mannigfaltigere Ausgestaltung. Ähnlichkeiten zwischen dem *Dermochelys*- und Cheloniiden-Becken haben deshalb auch größeres Gewicht bei Beurteilung des Verwandtschaftsverhältnisses. In seiner Gesamtform erinnert das Becken von *Dermochelys* lebhaft an das von *Protostega* und *Archelon*; andererseits treten aber auch gewisse Züge des typischen Cheloniiden-Beckens an ihm hervor. Bei den Protostegiden dürfte in einer ganz ähnlichen Weise wie bei *Dermochelys* die Trennung der beiden Foramina obturatoria durch eine kurze, breite Knorpelzone gebildet worden sein. Auch bei *Chelonia* und *Thalassocheilus* finden wir diese Ischiopubicalbrücke aus Knorpel gebildet, aber sie ist hier sehr schmal und auch länger.



Außerdem stimmen das *Protostega*-, Cheloniiden- und *Dermochelys*-Becken in dem großen Übergewicht der Pubica über die Ischia überein. Die Pubica von *Dermochelys* haben mit denen der Protostegiden den kurzen Hals gemeinsam, mit denen der Cheloniiden das Überwiegen der Entopubis gegenüber der Ectopubis.

### 3. Die Verwandtschaft von *Dermochelys* und Cheloniiden.

Prüfen wir jetzt, inwieweit der Bau des Rumpf- und Gliedmaßen skelets uns Aufschluß gibt für die Beantwortung der Frage nach der Verwandtschaft von *Dermochelys*.

Es ergibt sich, daß eine ziemlich große Übereinstimmung zwischen dem Skelet von *Dermochelys* und dem der Cheloniiden besteht, so daß eine nähere Verwandtschaft dieser Formen angenommen werden muß; die besonders früher oft vertretene Ansicht, daß *Dermochelys* und einige Verwandte (wegen ihres abweichenden Panzers zusammen als *Atheca* bezeichnet) einen sehr primitiven und selbständigen Seitenast des Schildkrötenstammes bilden (jetzt u. a. noch von HAY, 1908, p. 27 vertreten), wird dadurch meines Erachtens unhaltbar.

Die Ansicht einer näheren Verwandtschaft von *Dermochelys* und den Cheloniiden wurde zuerst von BAUR (1886, p. 687; besonders 1889 b. p. 180—191 und 1889 c, 1890, p. 533) ausführlicher begründet. Er vereinigt diese Formen mit einer Reihe fossiler Meeresschildkröten als Pinnata und führt als charakteristische Pinnatenmerkmale fünf Punkte an (1890, p. 533):

„1. The foramen palatinum, between palate and maxillary is absent;

2. The articular faces between the sixth and seventh cervicals are plane;

3. The nuchal has a distinct process on the lower side for the articulation of the neuroid of the eighth cervical;

4. The small trochanters of the femur are united and there is a fossa between these and the large trochanters (this condition is also seen in the true land Tortoises, Testudinidae);

5. There is only one centrale in the carpus: the intermedium reaches the first carpal, excluding the centrale from the radiale.

The characters, with the exception of No. 4, are typical for the

Pinnata, but they are also typical for *Dermochelys*. That the Dermochelyidae represent a specialized branch of the Pinnata there cannot be any doubt whatever.“<sup>1)</sup>

CASE (1897) stimmte, nach Untersuchung von zwei Skeleten von *Protostega*, BAUR zu.

DOLLO (1901, 1903) hat die Ansicht von BAUR weiter ausgearbeitet.

Wichtig sind auch die Arbeiten von WIELAND (1902, 1906a, 1906b, 1909), weil sie uns über Bau und Verwandtschaft der fossilen Meeresschildkröten manches Neue bringen. Auch er schließt aus seinem Materiale, daß die Meeresschildkröten miteinander verwandt sind. Eine Übersicht über die wichtigsten paläontologischen Befunde bringt das große Werk von HAY (1908); das fossile Material ist mir natürlich nicht zugänglich, und ich kann daher nur auf die Literatur verweisen.

NICK (1912) kam auf Grund seiner genauen Untersuchung des Kopfskelets von *Dermochelys* zu Resultaten, die auch zugunsten der Ansicht sprechen, es bestehe eine nähere Verwandtschaft zwischen *Dermochelys* und den Cheloniiden. Zur Vervollständigung meiner eigenen Resultate will ich ganz kurz Nick's Ergebnisse seiner vergleichenden Untersuchung des Kopfskelets hier aufnehmen. Zusammenfassend äußert sich NICK (p. 206) folgendermaßen:

„Die Betrachtung des Schädels von *Dermochelys* und *Chelonia* ergibt meiner Auffassung nach keinen Anhalt für die alte Ansicht, daß die Athecae so durchaus von allen anderen Schildkröten verschieden sind, auch von den Cheloniiden, daß sie als ein besonderer primitiver Ast des Schildkrötenstammes betrachtet werden müßten. Vielmehr glaube ich, daß *Dermochelys* gerade den Cheloniiden von allen lebenden Schildkröten noch am nächsten steht, so groß auch die Differenzen sein mögen, die die Einzeluntersuchung des Kopfskelets aufdeckte. Die wichtigsten, oft ins Detail gehenden Belege für diese Meinung gibt uns einmal das Verhalten der Nase und des Munddaches und dann die Intertrabecula. Alle diese weisen Spezialisierungen auf, die nicht als Konvergenzen gedeutet werden können, und lassen eine gemeinsame Stammform annehmen, die sich in diesen

1) Zu Punkt 5 möchte ich berichtigend bemerken, daß bei *Chelonia* das Intermedium das Carpale 1 nicht erreicht und das Centrale mit dem Radiale articuliert. Wie diese Ausnahmestellung des *Chelonia*-Carpus gegenüber dem *Dermochelys*-Carpus zu erklären ist, wurde S. 502 ff. erörtert.

Spezialisierungen schon von den übrigen Schildkröten abgetrennt hat.“ Und p. 200: „Für Nase und Munddach müssen wir einen alten, gemeinsamen Ausgangszustand annehmen, mit Wahrscheinlichkeit eine Anpassung der Urform an ein Leben im Süßwasser oder an der Küste, jedenfalls an ein Wasserleben, von dem aus sich Munddach und Nase der heutigen *Chelonia* und *Dermochelys* entwickelt haben. In der Intertrabecula haben wir eine auffallende Übereinstimmung, die einen tiefen einschneidenden Unterschied zwischen der Schädelbasis in der hinteren Orbitalregion bei *Dermochelys* und *Chelonia* einerseits, den anderen Schildkröten (soweit bekannt) andererseits darstellt. Dazu kommt eine Fülle weiterer Merkmale, die ebenfalls auf eine gemeinsame Abstammung von *Dermochelys* und *Chelonia* hinweisen: Wir müssen eine Blutsverwandtschaft zwischen *Dermochelys* und *Chelonia* annehmen. *Dermochelys* ist im knöchernen Schädel keiner einzigen Schildkröte so ähnlich wie *Chelonia*, und auch für das Chondrocranium, soweit darüber bei Schildkröten etwas bekannt ist, trifft dies zu.“

Meine Untersuchung führt gleichfalls zu einer Bestätigung der Ansicht, daß die Cheloniiden und *Dermochelys* näher verwandt sind, wie im zweiten Abschnitt des allgemeinen Teils meiner Arbeit dargelegt wurde. Auch wenn wir manche Übereinstimmung, weil sie die Folge paralleler Anpassung ans Meeresleben sein kann, nicht gelten lassen (z. B. den Knorpelreichtum im Skelet und die Flossenform der Gliedmaßen), bleiben noch einige wesentliche Übereinstimmungen über, die nur den Meeresschildkröten zukommen.

Es sind dies folgende:

1. Die Gelenkflächen der Halswirbelkörper zeigen denselben komplizierten Zustand; die vorderen Wirbel sind opisthocöl, der 4. Wirbel ist bikonvex, der 5. und 8. Halswirbel sind procöl; der 6. und 7. Wirbel sind gleich dem 5. und 8., nur sind sie durch eine plane Gelenkfläche verbunden, und dies ist eine auffallende, kaum anders als durch Blutsverwandtschaft erklärliche Übereinstimmung der Cheloniiden mit *Dermochelys* (vgl. S. 445 u. 491).

2. Der Dornfortsatz des 8. Halswirbels tritt in bewegliche (gelenkige) Verbindung mit dem Nuchale. Dies ist nur von Meeresschildkröten bekannt.

3. Am Becken ist die Ischio-pubicalbrücke knorplig; die Ischia sind klein, die Pubica auffallend groß. Hier ist allerdings der Einfluß konvergenter Umbildung schwer zu beurteilen.



4. Es ist im Carpus nur ein Centrale, bei *Dermochelys* allerdings noch ein Rest des zweiten Centrales, vorhanden, während sonst bei allen Schildkröten zwei Centralia angelegt werden.

Dazu kommen nun noch die von NICK (1912, p. 190—200) hervorgehobenen Zeichen einer Verwandtschaft:

5. Übereinstimmung im Munddach, wo Palatinum und Vomer den Vorderrand (Unterrand) der inneren Nasenöffnungen bilden.

6. Übereinstimmungen im Bau der Nasenhöhlen, die denselben Typus aufweisen, trotzdem bei *Dermochelys* offenbar rezente Umbildungen stattgefunden haben.

7. Das Auftreten einer Intertrabecula.

Diese Übereinstimmungen sind deswegen so bedeutungsvoll, weil wir sie antreffen bei Skeletteilen, die sich offenbar seit einiger Zeit in divergenter Entwicklung befinden, wie bei dem Carpus und bei den Merkmalen 5, 6 und 7, oder, wie bei dem unter 1 aufgeführten Merkmale, bedeutungslos geworden sind, d. h. auf frühere Zustände zurückgehen, also alte Übereinstimmungen sind. Etwas weniger sicher sind die unter 2 und 3 aufgeführten Übereinstimmungen zu beurteilen. Sie könnten schließlich ebenso wie das von BAUR angeführte Fehlen eines Foramen palatinum am Munddach Konvergenzen enthalten. BAUR weist noch (vgl. S. 505) auf die Verhältnisse der Trochanteren und das Vorkommen einer Fossa zwischen dem großen und kleinen Trochanter am Femur hin. Hier scheint mir aber Konvergenz möglich, da es sich in diesem Falle doch wohl um Besonderheiten handelt, die mit der Ausbildung der Muskulatur, also mit der schwimmenden Lebensweise, im engsten Zusammenhang stehen (vgl. DOLLO, 1903, p. 43 ff.). Das gleiche trifft auch zu für sehr viele andere gemeinsame Züge im Skelet der Meeresschildkröten: als Anpassungen an die neue Lebensweise kann (und muß oft) eine annähernd gleiche Umbildung erfolgen. Daher auch die Ähnlichkeit in der Umbildung des Humerus von keinem Wert für unser Problem ist, so typisch sie auch ist (vgl. DOLLO, 1903, p. 38; WIELAND, 1900 a). Doch ist bei allen diesen Ähnlichkeiten zu beachten, daß sie nicht Konvergenzen zu sein brauchen, und besonders, daß die in mancher Hinsicht bestehende Ähnlichkeit in der Anpassung darauf hinwies, daß ein gleicher Ausgangszustand vorlag, also doch auch einigermaßen gegen eine vollständig unabhängige Entstehung der Atheca und der Cheloniiden von durchaus verschiedenen Landschildkröten spricht.

Wir kommen also zu dem Schlusse, daß *Dermochelys* mit den

Cheloniiden näher verwandt ist als mit irgendeiner anderen lebenden Schildkröte. Wir müssen dann weiter den Schluß ziehen, daß wegen dieser Verwandtschaft mit den Cheloniiden *Dermochelys* keine primitive Schildkröte sein kann. Denn ebensogut wie die Cheloniiden von landbewohnenden Schildkröten abstammen und zwar, wie die Paläontologie bestätigt, von Cryptodiren, müssen wir dann auch *Dermochelys* und ihre fossilen Verwandten von cryptodiren Schildkröten ableiten. Dies muß ausdrücklich betont werden, da RABL (1910) neuerdings die Meeresschildkröten, einschließlich *Dermochelys* in Gegensatz zu allen anderen Schildkröten gebracht und dementsprechend eine Einteilung der Schildkröten in Eretmopoden (Meeresschildkröten) und Dromopoden (alle übrigen Schildkröten) vorgeschlagen hat. Dies ist nicht haltbar (vgl. S. 495 ff.); die Eretmopoden stammen von Cryptodiren ab, und die Pleurodiren bilden zweifellos einen älteren und wichtigeren Seitenast des Schildkrötenstammes als die Meeresschildkröten. Besonders die Gelenkbildung der Halswirbel bei *Dermochelys* und bei Cheloniiden ist nur verständlich durch die Annahme einer Abstammung dieser Tiere von Cryptodiren (vgl. S. 491 ff.); auch im Carpus sind die Meeresschildkröten nicht primitiver als die übrigen Schildkröten, wie es RABL befürwortet, sondern weniger primitiv, indem sie das radiale Centrale verloren haben (vgl. S. 460 u. 462).<sup>1)</sup>

Es bleibt nun noch zu prüfen, wie nahe *Dermochelys* mit den Cheloniiden verwandt ist. Man kann da mit VAN BEMMELEN (1895) und WIELAND (1906 a, p. 11—13) eine unabhängige Anpassung beider ans Meeresleben annehmen, daß also die gemeinsamen Stammformen noch Landschildkröten gewesen wären, aus denen sich polyphyletisch die marinen Schildkröten entwickelten (*Dermochelys*, die *Cheloniidae*, *Desmatochelyidae*, *Toxochelyidae*, *Protostegidae*). Andererseits wäre auch denkbar, daß die Trennung der Meeresschildkröten in verschiedene Gruppen erst nach dem Erwerb des Meereslebens erfolgte, wenn auch die Stammformen nur erst wenig angepaßte Bewohner des Littorals geworden waren. Eine solche engere Verwandtschaft von *Dermochelys* mit den Cheloniiden nehmen BAUR (1886 c, 1889 b, 1889 c) und DOLLO (1901, p. 20) an.

Meine Untersuchung hat ergeben, daß sichere Beweise für eine

---

1) Auch das Fehlen der Mesoplastra und der Nasalia, die beide ursprünglich bei Schildkröten vorhanden waren, spricht gegen eine primitive Stellung der Meeresschildkröten.

durchaus getrennte Anpassung von *Dermochelys* und den Cheloniiden ans Meeresleben im Stammskelet nicht vorliegen; jedenfalls habe ich solche nicht gefunden. Wohl aber ist zu betonen, daß zwischen beiden Formen so tiefgreifende Unterschiede vorliegen, daß man eine frühe Trennung beider Entwicklungsreihen annehmen muß. Dafür spricht ganz besonders der verschiedene Bau des Panzers, der im nächsten Abschnitt auch in diesem Zusammenhange näher besprochen werden soll. Dann aber weist noch eine andere Divergenz darauf hin, daß die Trennung ziemlich frühzeitig erfolgt sein muß, nämlich die etwas andere Art der Umbildung des Carpus, der bei *Dermochelys* Neigung zur Verbreiterung, bei Cheloniiden zur Verschmälerung zeigt. Besonders im Kopfskelet findet man ganz erhebliche Differenzen, die auf eine baldige Trennung der Entwicklung beider hindeuten.

NICK schreibt hierüber: p. 203. „Es handelt sich dabei teils um primitive Zustände, die *Dermochelys* mehr gewahrt hat als *Chelonia*, teils um weitgehende Spezialisierungen in verschiedenen Richtungen, alles Merkmale, die auf eine frühe Trennung von *Dermochelys* und *Chelonia* hinweisen. So hat das Munddach beider im Prinzip noch den gleichen Bau; aber es hat extreme Umbildungen nach zwei entgegengesetzten Richtungen erfahren aus einem Grundplane heraus, dem *Chelonia* heute noch relativ näher kommt als *Dermochelys*. Ähnlich steht es mit der Nase; wenn auch hier keine so tiefgehenden Differenzen wie im Munddach entstehen konnten, so ist doch die Spezialisierung der *Dermochelys*-Nase, die senkrechte Achse und die Verkürzung der Nase in der Längsrichtung des Kopfes *Chelonia* gegenüber recht auffallend. Andere Unterschiede zwischen den Nasen von *Dermochelys* und *Chelonia* beruhen meist auf primitiven Zuständen bei *Dermochelys* die sie, wie wir gesehen haben, oft mit *Chelydra* gemein hat.“

Besonders auffallend ist auch die divergente Entwicklung der Intertrabecula innerhalb der beiden Gruppen und in Zusammenhang damit die ganz anderen Verhältnisse des Rostrums bei den Erwachsenen; *Dermochelys* hat ein sehr primitives, vom Parasphenoid gebildetes Rostrum sphenoidale und zeigt Rückbildung der Intertrabecula. *Chelonia* hat ein eigenartiges, wesentlich von den Trabekeln und der Intertrabekel gebildetes Rostrum (vgl. VERSLUYS, 1909. 1910 und NICK, 1912, p. 34 ff., p. 203). Wir sehen also, daß, nachdem zunächst die gemeinsamen Stammformen einige Merkmale erworben hatten — plane Fläche zwischen Halswirbel 6 und 7, das Cervico-



nuchal-Gelenk, Verlust des radialen Centrales, die Intertrabecula, ein sekundäres Munddach (DOLLO, 1903, NICK, 1912, p. 63), Anpassungen der Nasenhöhle —, bald eine divergente Entwicklung einsetzte, die zum Teil recht weitgehende Unterschiede entstehen ließ. Und dieser letzte Punkt in Verbindung mit der Tatsache, daß *Dermochelys* in zahlreichen Merkmalen des Kopf-, Rumpf-, Gliedmaßen- und Hautskelets primitiver ist als *Chelonia* und schon im Eocän neben *Atheca* (*Psephophorus*) typische Cheloniiden vorkommen, gibt der Annahme einer schon frühzeitig erfolgten Trennung von *Dermochelys* und Cheloniiden eine gute Begründung. Damit steht auch im Einklang, daß die im Vergleich zu Cheloniiden viel höhere Spezialisierung von *Dermochelys* für die pelagische Lebensweise auf ein im Vergleich zu *Chelonia* schon länger währendes Hochseeleben zurückgeführt werden darf. Weiterhin möchte ich zur Stütze dieser Auffassung auf den Hautpanzer hinweisen, der sich, wie sich ergeben wird, als eine ganz spezielle Anpassung an die pelagische Lebensweise ausgebildet hat.

Ob die Trennung aber erst vor oder nach dem Übergang der Stammformen zum Littoral stattgefunden hat, ist damit nicht zu entscheiden, und ich finde dafür keine sicheren Anhaltspunkte in den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchung. Wie NICK meint (1912, p. 207—208), weist der Bau der Nasenhöhlen und des Munddaches auf eine anfänglich gemeinsame Anpassung an das marine Leben oder doch an das Leben im Wasser hin, ohne aber in dieser Hinsicht Gewißheit zu bringen. Doch scheint mir nicht fraglich, daß sehr bald nachher schon die Trennung beider Gruppen einsetzte, indem *Dermochelys* wesentlich früher vom Littoral zum Hochseeleben überging und dadurch, wie wir im nächsten Abschnitt sehen werden, eine Anpassung des Panzers ausbilden konnte, welche den Cheloniiden nicht mehr möglich war.

Es ist nicht leicht, obige Resultate über die Verwandtschaft von *Dermochelys* im System der Schildkröten in befriedigender Weise zum Ausdruck zu bringen. Es ist klar, daß eine Einteilung aller Schildkröten in die zwei Unterordnungen *Atheca* und *Thecophora* (BOULENGER, 1889; HAY, 1908), die den großen Vorzug hat, daß der sehr abweichende Bau von *Dermochelys* scharf hervorgehoben wird, ein sehr falsches Bild von der Verwandtschaft von *Dermochelys* gibt, wie auch NICK hervorhebt (1912, p. 211, 214). Es scheint mir nicht berechtigt, das System so sehr unabhängig von den Verwandt-

schaftsverhältnissen zu gestalten: die Verwandtschaft von *Dermochelys* mit den thecophoren Meeresschildkröten muß darin zum Ausdruck gebracht werden. SIEBENROCK erreicht dies (1909), indem er *Cheloniidae* und *Dermochelyidae* in einer Superfamilie *Cheloniidea* vereinigt, als gleichwertige Gruppe neben die *Pleurodira*, *Cryptodira* und *Trionychoidea* stellt. Dabei muß aber betont werden, daß die Superfamilie *Cheloniidea* nähere Beziehungen zu der *Cryptodira* besitzt, als in diesem Systeme hervortritt. Die Verwandtschaftsverhältnisse von *Dermochelys* kommen am besten zum Ausdruck, wenn man die Meeresschildkröten einschließlich *Dermochelys* als eine Superfamilie zu den *Cryptodiren* bringt, nicht neben diese stellt.

#### 4. Vergleichende Betrachtung des Hautpanzers von *Dermochelys* und Bemerkungen über den Hautpanzer der Schildkröten überhaupt.

##### a) Die Frage der Costalia.

Wenn man sich über die Zusammensetzung des Hautpanzers von *Dermochelys* Klarheit verschaffen will, so muß man vor allen Dingen Stellung nehmen zu der Frage, ob die geringfügigen Verbreiterungen der *Dermochelys*-Rippen überhaupt mit den Costalplatten der *Thecophoren* zu homologisieren sind, ferner wie die Costalplatten allgemein ihrer Entstehung nach zu beurteilen sind, ob sie tatsächlich nur Rippenverbreiterungen darstellen oder auch noch Elemente eines Hautpanzers enthalten.

Im Hinblick auf die erste Frage muß die Tatsache in Betracht gezogen werden, daß die Verhältnisse der Rippenausbildung bei *Dermochelys* genau denen entsprechen, wie sie bei gewissen fossilen *Thecophoren*, dann aber auch bei den Jugendstadien rezenter *Thecophoren* in die Erscheinung treten. Dies betonte auch GOETTE (1899, p. 426): Das Stammskelet von *Protostega*, *Protophargis* und *Psephophorus* stimme mit demjenigen von *Dermochelys coriacea* überein. [Von *Protostegiden* gilt dies jedoch weniger als von *Psephophorus* und *Protophargis*]. „Dieses Stammskelet gleicht nun in allen hier in Frage kommenden Stücken vollkommen demjenigen der jungen Chelonen, das doch alle Elemente des späteren Mittelstückes des Carapax schon enthält.“ Rippenplatten kämen auch den *Atheca* zu, „so dass ihr Stammskelett nur graduell von einem

vollkommenen Carapax verschieden ist, nicht anders als wie sich die Stammskelette junger und alter Thecophora unterscheiden.“ Auch HAY (1908, p. 14) spricht einen ähnlichen Gedanken aus: „The only thing, that may be supposed to represent the costal plates is the irregular border of the somewhat expanded ribs.“

Wie aus diesen Zitaten hervorgeht, erblickte man seither in den Rippenverbreiterungen von *Dermochelys* Homologa der thecophoren Costalplatten.

Die weitere Beurteilung der *Dermochelys*-Rippe kann aber nach zwei Richtungen hin erfolgen. Entweder kann man sagen, sie stelle tatsächlich eine Art Embryonalstufe dar, verkörpere also einen primitiven Zustand. Hierzu neigt GOETTE, was auch daraus geschlossen werden muß, daß er für die Vorfahren der Thecophoren den Besitz eines vollkommen geschlossenen „atheken“ Hautpanzers annimmt. Denselben Standpunkt vertrat auch GEGENBAUR (1898, p. 176). Man kann aber auch mit HAY (1898 und 1908) und DOLLO (1903) die *Dermochelys*-Rippe als eine Rückbildungsform betrachten, eine Auffassung, der ich mich anschließen möchte. Denn für ein neuauftretendes Bestreben nach Verbreiterung der Rippen kann bei *Dermochelys* im Hinblick auf die Verhältnisse des Panzers gar kein Bedürfnis vorliegen, da eine solche Rippenverbreiterung nicht nur völlig zwecklos wäre, sondern auch noch die Masse des spezifisch schweren Knochens erhöhen würde. Auch können wir sonst an sehr vielen Stellen im Skelet von *Dermochelys* das Bestreben nachweisen, die Masse des Knochens zu verringern (vgl. S. 488 ff.). Weiterhin zeugt die Paläontologie für die Deutung der *Dermochelys*-Rippe als eine Rückbildungsform; besonders wichtig sind hier die Protostegiden (*Archelon*, *Protostega*), Formen, die ebenfalls unter dem Einfluß des Meereslebens Reduktion der Costalia erlitten haben müssen, aber noch nicht in dem Grade wie *Dermochelys*. Auch *Eosphargis*, *Protosphargis* und *Allopleuron* können als analoge Beispiele hier angeführt werden (DOLLO, 1903, p. 850). G. BAUR vertrat (1886, p. 688) ebenfalls die Ansicht, daß die Rippen von *Dermochelys* keinen primitiven Zustand darstellen. 1889b p. 182 schreibt er folgendes: „Die Ahnen der Seeschildkröten hatten das Rückenschild geschlossen und es haben sich erst allmählich durch Reduktion der Pleuralia (Costalia) die Fontanellen gebildet.“ Jedenfalls nahm BAUR, wie hieraus erhellt, eine erfolgte Reduktion der Rippenplatten von *Dermochelys* an.

Bevor ich etwas sagen will über den Grad der Reduktion der Costalplatten von *Dermochelys*, will ich zuerst auf die zweite



Frage, die nach der Entstehung und morphologischen Wertung der Costalplatten und auch Neuralplatten überhaupt etwas näher eingehen.<sup>1)</sup> Diese Frage hat die Gelehrten in zwei Hauptlager geschieden. Die einen, wie z. B. CARUS, J. MÜLLER, PETERS, OWEN, GEGENBAUR, STANNIUS, HOFFMANN, ZITTEL, COPE, BAUR, DOLLO, HAY, in allerneuster Zeit OGUSHI u. andere sind der Meinung, daß darin Elemente eines Hautpanzers enthalten seien; demgegenüber erklärten CUVIER, RATHKE, CLAUS, HAYCRAFT, NEWMAN u. A., Costal- und Neuralplatten seien zum inneren Skelet zu rechnen, verbreiterte Rippen, bzw. verbreiterte Dornfortsätze. Zu einer ähnlichen Auffassung bekannte sich auch GOETTE, indem er die in Frage stehenden Skeletstücke als rein periostale Bildungen bezeichnete, deren Entstehung eine Deutung als Hautknochen, selbst wenn im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung Hautknochen in ihnen aufgegangen sein sollten, jetzt nicht mehr zulasse. Durch allgemeine Erwägungen, besonders durch Gegenüberstellung von Bauch- und Rückenpanzer, sowie einige gleich zu besprechende besondere Punkte sah ich mich veranlaßt, den zuerst genannten Forschern beizupflichten und anzunehmen, daß in den Rippenverbreiterungen der Thecophoren Hautknochen enthalten seien, die derselben Schicht angehörten, zu der auch Nackenplatte und Plastron zu rechnen sind. Es ist nun — und hiermit komme ich wieder auf die Frage nach dem Grad der Reduktion der Costalplatten von *Dermochelys* zurück — durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch die Rippenverbreiterungen von *Dermochelys* Reste echter Costalplatten enthalten. Es wäre aber auch denkbar, daß bei *Dermochelys* der Hautknochenanteil der früheren Costalia völlig verschwunden sei und der schneidenartige Randteil der Rippe eine wirkliche reine Rippenverbreiterung darstelle, der Sockel, auf dem früher die Costalplatte ruhte. Welche von beiden Auffassungen richtig ist, kann vorerst noch nicht mit Bestimmtheit gesagt werden. Jedenfalls werden aber die Vorfahren von *Dermochelys* einmal echte Costalia besessen haben. Diese Annahme muß auch bestehen bleiben, selbst wenn sich ergeben sollte, daß die jetzigen Rippenverbreiterungen keine thecalen Reste mehr enthalten sollten. In diesem Sinne hat sich auch HAY (1898, p. 935) ausgesprochen, indem er folgendes schrieb:

1) Ich fasse mich hier kurz, weil diese Frage in der bereits erwähnten Arbeit von MENDER (s. Anm. 1 S. 475) ausführlicher behandelt wird, und beschränke mich darauf, sie nur soweit zu besprechen, wie es von meinen Befunden an *Dermochelys* aus sich ergibt.

„As regards the deeper layer of bones even in this turtle (*Dermochelys*) the ribs, flattened, and with jagged edges,<sup>1)</sup> seem to me to indicate that at some time in the remote past there have been costal plates of membrane bone fused with them.“

OGUSHI sagt (1911, p. 11) im Hinblick auf *Trionyx*: „Bei frisch ausgeschlüpften Tieren besteht der Carapax fast ausschließlich aus dem bloßliegenden Endoskelet. Bald aber entwickelt sich das Hautskelet mit deutlich von einander abgesetzten Anlagen über den Wirbelbögen und dem medialen Abschnitt der knorpelig präformierten Rippen, auch die Nuchalplatte ist dann in Ausbildung.“ Noch auf einen Punkt, welcher ebenfalls die Verschmelzung eines Hautpanzers mit den Rippen wahrscheinlich macht, hat derselbe Autor hingewiesen.<sup>2)</sup> Er schreibt im Hinblick auf GOETTE's Deutung, welcher die Costalplatten als exzentrische periostale Erweiterungen der Rippen betrachtet, p. 13 folgendes: „Diese Deutung bietet sofort sehr erhebliche Schwierigkeiten, sobald man der eigentümlichen Verlagerung des Schultergürtels gedenkt, welche ja offenbar mit dem Zustandekommen des Schildpanzers innige Beziehungen hat. Einmal ist es schwer zu verstehen, wie die gelenkige Verbindung zwischen der Scapula und der ersten Costalplatte zustande gekommen sein soll, denn die Scapula, der dorsale Fortsatz des Schultergürtels, welcher bei andern Wirbeltieren ganz außerhalb des Brustkorbes lagert, artikuliert oberhalb der ersten Rippe an der Innenfläche der ersten Costalplatte, die nach GOETTE's Anschauung nichts anderes ist, als die echte zweite Rippe“. Als eine unmittelbare Stütze der Ansicht einer erfolgten Verschmelzung von Hautpanzerteilen und Rippen (bzw. oberen Dornfortsätzen der Wirbel) bei dem Zustandekommen des Thecophorenpanzers darf man auch die von BAUR (1889b, p. 183) betonte Tatsache anführen, daß besonders bei den erwachsenen Seeschildkröten an den Enden der Rippenplatten deutlich Hautknochen- und Rippenteil zu unterscheiden sind, der erstere deutlich auf dem letzteren liegt und vielfach sogar noch loszulösen ist.

Selbst wenn entwicklungsgeschichtlich der hypothetische Ver-

1) Der Rippenrand ist nicht so stark gezackt, wie HAY, anscheinend auf Grund von GERVAIS' Abbildung, angenommen hat.

2) Dies kann jedoch kein Hautpanzer gewesen sein, der dem Panzermosaik von *Dermochelys* gleichzusetzen ist, wie OGUSHI im Anschluß an HAECKEL angenommen hat.

schmelzungs Vorgang zwischen Hautknochen und Rippen nicht mehr nachweisbar sein sollte, wie GOETTE behauptet hat, kann man mit GEGENBAUR annehmen, es habe in der Ontogenie eine solche Abkürzung des sicher schon sehr weit zurückliegenden phylogenetischen Vorgangs stattgefunden, daß der Hautknochen nicht mehr selbständig, sondern gleich im Anschluß an die Verknöcherung des Innenskelets auftritt.

b) Der Schildkrötenpanzer ein Doppelpanzer von Hautknochen; der Thecophorenpanzer.

Am Rücken und Bauche von *Dermochelys* haben wir zwei Lagen von Hautknochen zu unterscheiden (vgl. S. 475 ff.), eine oberflächliche, epithecale, und eine tiefer gelegene, thecale. Der epithecalen gehören an: das Rückenschild und die Verknöcherungen der fünf Längskiele auf der Bauchseite; der thecalen: das Nuchale, vielleicht die Rippenverbreiterungen (also rudimentäre Costalplatten?) und dann das Plastron. Neuerdings ist man sich nun darüber klar geworden, daß in diesem Nebeneinanderstehen zweier Hautpanzerschichten ein primitives Merkmal liegen müsse, eine Erkenntnis, welche in erster Linie O. P. HAY (1898 u. 1908) zu verdanken ist. Seine grundlegenden Ausführungen werde ich deshalb eingehender besprechen.

Der Ausgangspunkt war der Panzer von *Dermochelys*. HAY weist zunächst darauf hin, daß man überhaupt bei den Amnioten zwei Arten von Hautknochen zu unterscheiden habe. Die erste Art findet sich ganz oberflächlich der Haut eingelagert; es sind das die dermalen Hautknochen; die Elemente der zweiten Art liegen tiefer, weshalb sie HAY „fascia bones“, später (1908) „subdermal bones“ genannt hat. Dermale Hautknochen sind z. B. die Knochenschuppen der Scinciden und anderer Lacertilier, außerdem die Panzerschuppen in der Haut der Crocodile, aber auch die Mosaikplättchen des Dorsalpanzers und die Verknöcherungen der ventralen Längskiele von *Dermochelys*. Der tiefer gelegenen subdermalen Hautpanzerschicht gehören jene Hautknochen an, welche man als Abdominalrippen (Gastralia BAUR) bezeichnet hat. Sie kommen bei *Sphenodon* vor und bei Crocodilen, waren auch bei Ichthyosauriern, Plesiosauriern, Saurpterygiern und bei Stegocephalen (*Archegosaurus*) entwickelt. Diese Abdominalrippen primitiver Reptilien und Panzerlurche haben ihre Homologa bei den Schildkröten in gewissen Elementen des Plastrons, und zwar in Hyo-, Hypo- und Xiphiplastren und in den meist verloren gegangenen Mesoplastren, welche letztere nur einige rezente



Pleurodiren (*Sternotherus*) noch besitzen. Die Epiplastra und das Entosternum gehören zwar ebenfalls dem subdermalen Hautpanzer an, gehen aber nicht auf Abdominalrippen zurück, sondern auf die bei anderen Reptilien als Clavikeln (Epiplastra) und Interclavikel (Entoplastron) bezeichneten Hautknochen. Wie man sieht, hat der ventrale Subdermalpanzer von *Dermochelys*, das Plastron, eine starke Verringerung in der Zahl der es ursprünglich zusammensetzenden Elemente erfahren, indem nicht allein, wie bei den meisten Schildkröten, die Mesoplastra, sondern auch noch das Entoplastron verloren ging. Im Hinblick auf die im Hautpanzer von *Dermochelys* sich äußernde Eigentümlichkeit einer Doppelpanzerlage und auf die Anknüpfungspunkte, welche der Hautpanzer der Stegocephalen, der erwähnten primitiven, fossilen Reptilien, ferner der Crocodile und der Hautpanzer von *Sphenodon* bietet, Typen, welche doch auch in einer gewissen verwandtschaftlichen Beziehung zu den Vorfahren der Schildkröten gestanden haben müssen, glaubte HAY Atheken und Thecophoren von Vorfahren herleiten zu müssen, die außer einem Dermal noch einen Subdermalpanzer besaßen.<sup>1)</sup> Der Dermalpanzer oder Epithecalpanzer dieser Urschildkröten wurde nach HAY auf der Rückenseite dargestellt durch sieben Längsreihen von Hautverknöcherungen, eine unpaare mittlere (neurale) und je ein Paar costale (pleurale), supramarginale und marginale Längsreihen. Jeder dieser Längskiele bestand aus einer Reihe größerer Knochenplättchen, die beiderseits von kleineren noch begrenzt wurden und, wie allgemein die oberflächlichen Hautknochenschuppen der Reptilien von Hornplättchen überdeckt waren. Daß die Zwischenräume zwischen den einzelnen Längsreihen von kleineren Plättchen mosaikartig vollständig überbrückt gewesen seien, wie heute bei *Dermochelys*, braucht nach HAY (1908, p. 23) nicht angenommen zu werden; meiner Meinung nach dürfte dies sogar unwahrscheinlich sein (vgl. NICK, 1912, p. 210). Ventral, auf der Bauchseite fanden sich fünf ähnliche Längskiele wie auf dem Rücken: ein mittlerer (interplastraler), zwei, die sich wie bei *Dermochelys* (vgl. Taf. 30 Fig. 2) in der Längsachse der Hyo- und Hypoplastra erstreckten (plastrale), und zwei seitliche, inframarginale. Zum dorsalen Subdermalhautpanzer (Thecalpanzer) jenes hypothetischen Vorfahrs der

1) Ich bediene mich statt der HAY'schen Bezeichnungen der Ausdrücke epithecaler und thecaler Panzer, weil ich eine subdermale Lage des thecophoren Panzers (Costalia, Neuralia, Nuchale) nicht für erwiesen halte (vgl. S. 475 und die Arbeit MENDER'S).

Schildkröten rechnet HAY das Nuchale, dann Platten, welche später im Anschluß an das Innenskelet zu Neural- bzw. Costalplatten umgebildet wurden, außerdem die Marginalia, was ich besonders hervorheben möchte, ferner das Pygale und ein oder zwei Suprapygalia, zum ventralen das Plastron. Wenn es nun HAY gelang, auch bei Thecophoren, denen man seither immer einen einschichtigen Panzer zugesprochen hatte, einen Doppelpanzer oder Reste einer zweiten Panzerlage nachzuweisen, so war der Beweis für seine vermutete Herleitung des Panzers der Schildkröten so gut wie erbracht und die Möglichkeit geboten, die wahren Beziehungen zwischen dem Atheken- und Thecophorenpanzer, welche schon zur Aufstellung so vieler und so verschiedener Theorien Veranlassung gegeben hatten, aufzudecken. Im Folgenden will ich kurz darlegen, was HAY als Reste eines Dermalpanzers bei Thecophoren gedeutet hat, und seine Ausführungen ergänzen durch entsprechende Befunde WIELAND'S (1909) an Protostegiden, FRAAS' (1899) an *Proganochelys* und NEWMAN'S (1906) an *Chelydra* und anderen Formen.

Besonders NEWMAN'S Darlegungen enthalten einige wichtige Daten zu unserer Frage, wenn er auch eine Auffassung von der Zusammensetzung des Schildkrötenpanzers vertreten hat, welche ich nicht annehmen kann. Hat HAY die normalen Verhältnisse zu seinen Untersuchungen herangezogen, so ging NEWMAN von dem Standpunkte aus, daß gewisse Abnormalitäten in der Ausbildungsweise der Hornschilder und auch der entsprechenden Knochenplatten als Atavismen zu betrachten seien und deshalb zu phylogenetischen Schlüssen Handhaben bieten könnten. CASE (1898) hatte schon flüchtig erwähnt, daß bei *Toxochelys*, einer fossilen Thecophore aus der Verwandtschaft der Cheloniiden, eine Reihe getrennter Hautknochen längs der Mittellinie des Rückens gesessen hat. HAY untersuchte diese Gebilde genauer und kam zu dem Schluß, daß diese Reihe höckerartiger Hautknochen, von denen jeder die Naht zwischen zwei Neuralien abdeckt, einfach zu deuten sind als Weiterführung der Reihe epithecaler Hautknochen nach vorwärts, die auch längs der dorsalen Mittellinie des Schwanzes von *Toxochelys* vorhanden gewesen sein muß, genau wie heute noch bei *Chelydra*. Ihre Lagerung auf den Nähten zwischen zwei Neuralien bei *Toxochelys* zeigt, daß sie einer oberflächlicheren Hautpanzerschicht angehören müssen als die Neuralia selber.

Ganz ähnliche selbständige Knochenkörner, wie sie bei *Toxochelys* ausgebildet waren, fand NEWMAN bei *Graptemys geographica* unter dem 2., 3., 4. und 5. Neuralscutum, je auf der Mitte eines Neurales

sitzend. Auch bei *Graptemys pseudogeographica* konnte NEWMAN unmittelbar unter den dunklen Pigmentflecken der Neural Schilder freie, kleine Knochenzentren nachweisen, die aus weniger dichtem Knochen bestanden als die darunterliegende Neuralplatte. Wenn auch das Selbständigwerden dieser Knochenzentren nach NEWMAN vielleicht durch Resorptionsvorgänge infolge einer längeren Hungerperiode entstanden sein könnte, so müssen sie seiner Ansicht nach doch als Reste eines früheren Epithecapanzers gedeutet werden, genau wie bei *Toxochelys*. Noch viel deutlicher als bei *Toxochelys* war diese epithecale mediale Längsreihe von Hautverknöcherungen bei *Archelon ischyros* entwickelt (WIELAND, 1909). Hier fanden sich in der Mittellinie des Rückens eine Reihe von 11 dünnen supraneuralen Elementen, welche anscheinend alle Neuralia und den proximalen Teil der stark reduzierten Rippenplatten bedeckten. In Größe und Aussehen gleichen diese oberflächlichen Hautknochen von *Archelon* ganz typischen Neuralien, deren Funktion sie bei dieser Form auch übernommen hatten, wie aus dem stark rückgebildeten Zustande der thecalen Neuralia unmittelbar geschlossen werden muß. Bemerkenswert gegenüber der nicht zusammenhängenden Reihe dieser epithecalen Hautknochen von *Toxochelys* ist die Tatsache, daß sie bei *Archelon* vom Nuchale bis zum caudalen Panzerrand eine völlige geschlossene Serie bilden, in einer Ausbildung, welche eine größere Annäherung an den Epithecapanzer von *Dermochelys* zustande bringt, als er seither bei irgendeiner Schildkröte beobachtet worden ist. Der dorsale mediale Längskiel von *Archelon* ist ja auch dem entsprechenden Kiel des *Dermochelys*-Panzers homolog. Das gleiche gilt von dem mehr rückgebildeten mittleren Längskiel des *Toxochelys*-Carapax. HAY weist dann darauf hin, daß ein Mittelkiel überhaupt keine ungewöhnliche Erscheinung bei den Schildkröten ist. Nahezu alle Arten besitzen ihn auf einem frühen Lebensstadium. Bei einigen Thecophoren ist dieser Kiel in gewissen Abständen durch hervorragende Höcker ausgezeichnet, und zwar entspringen diese Höcker nahe dem Hinterrande der Neuralplatten, also gerade an der Stelle, wo bei *Toxochelys* jene epithecalen Hautverknöcherungen gefunden wurden. Hieraus zieht HAY den Schluß, daß diese dorsalen Höcker des Mittelkieses unserer rezenten Schildkröten aus einer Reihe von epithecalen Hautknochen entstanden sind, welche bei älteren Formen, wie *Toxochelys*, noch vollständig waren, aber nunmehr mit den darunterliegenden thecalen Neuralplatten verschmolzen sind. Besonders bei jungen *Malaclemmys terrapin* sind diese Rückenhöcker des Mittelkieses stark



entwickelt, und es wäre interessant, entwicklungsgeschichtlich festzustellen, ob sie noch getrennte Ossifikationszentren haben. Nach NEWMAN, 1906, p. 76 ist das jedoch nicht der Fall: „the tubercular keels on the neural and costal plates [von *Chelydra*] are produced by gradual thickening of the growing plate. These thickenings send out branching processes that gradually displace the dermal connective tissue of the tubercles and fill the space with bone.“

Die Elemente des dorsalen Mittelkieses sind größere, gekielte Knochenplättchen. So müssen wir uns auch die Beschaffenheit des Mittelkieses des gemeinsamen Vorfahrs der Atheken und Thecophoren vorstellen. Als nun bei den Schildkröten, welche die Entwicklungsrichtung der Thecophoren einschlugen, mit der Verstärkung des thecalen Panzers Hand in Hand Reduktion des epithecalen ging, konnten leicht einige der größeren medialen Epithecalplatten zurückbleiben, erst als unabhängige Knochen wie bei *Toxochelys*, dann noch als Höcker auf den Neuralien, wie bei gewissen rezenten Thecophoren.

Bei *Dermochelys* finden sich auf der Rückenseite jederseits vom Mittelkiel noch drei weitere Längskiele; die äußeren bilden jedoch nicht unmittelbar den Panzerrand, wie HAY angegeben, sondern das Mosaik setzt sich noch etwas ventralwärts über diese seitlichen Kiele hinaus fort. Bei einer beträchtlichen Anzahl von Schildkröten kann man nach HAY außer einem mittleren noch zwei laterale feststellen, welche letztere gewöhnlich jedoch nicht so hervorragen wie der Mittelkiel. Drei Kiele finden sich z. B. bei jungen Chelydren und in auffallender Ausbildung bei alten *Macrolemmys*. Von anderen dreikieligen Formen führt HAY an *Staurotypus triporcatus*, *Damonia reevesii* und *Nicoria trijuga*. Diese seitlichen Kiele entsprechen genau den Costalkielen von *Dermochelys*, und HAY scheint es ganz gut möglich, daß sie von einem gemeinsamen Vorfahren ererbt sind und gleich dem Mittelkiel von Reihen ursprünglich getrennter Knochen erzeugt wurden.

Wenig fruchtbar war HAY's Bestreben, bei anderen Thecophoren Spuren der supramarginalen Längskiele aufzufinden. Nur die Supramarginalscuta von *Macrolemmys* glaubte er als letzte Spuren der epithecalen Supramarginalkiele, welche die Urschildkröten gleich *Dermochelys* gehabt haben sollen, ansprechen zu können. Deutliche Anzeichen für das Vorhandensein von Supramarginalien zeigt die von E. FRAAS (1899) genauer beschriebene, aus dem Stubensandstein

(ob. Trias) stammende *Proganochelys quenstedtii* BAUR.<sup>1)</sup> Bei dieser Form finden sich an den vorderen und hinteren Ecken des grobvierseitigen Panzers zwischen die Marginalhornschilder einerseits und Vertebral- und Lateralhornschilder andererseits mehrere Supramarginalscuta eingeschaltet. Aus FRAAS' Angaben ist nicht zu entnehmen, ob unter diesen supramarginalen Hornschildern auch tatsächlich selbständige, knöcherne supramarginale Knochenstücke lagen, und nach freundlicher brieflicher Mitteilung von Herrn Prof. FRAAS läßt sich dies am Original nicht sicher entscheiden. Doch dürfte das Vorhandensein dieser, infolge ihrer höckerartigen Wölbung einen sehr selbständigen Eindruck machenden Supramarginalscuta auf früher vorhandene knöcherne Supramarginalia hinweisen (vgl. JAEKEL, 1906, p. 65—66). Bezüglich der seitlichen Längskiele schreibt HAY, 1898, p. 939: „As to the third pair of lateral keels, they have probably left traces of themselves in the serration that mark the margins of the carapace of many turtles more especially the posterior marginal.“ — Diese Auffassung HAY's ist meiner Ansicht nach unberechtigt, denn die seitlichen Längskiele von *Dermochelys* und die Marginalreihen anderer Schildkröten sind als identisch anzusehen. Bei *Archelon*, der neben den Marginalreihen einen so auffallend gut entwickelten medialen Epineuralkiel zeigte, konnte WIELAND zwar keine zusammenhängende Supramarginal- und Pleuralkiele feststellen, doch fand er einzelne getrennte Knochenplättchen, davon eines anschließend an den Innenrand des linken 8. oder 9. Marginales, die den Schluß zulassen, daß zwischen dem Neural- und den Marginalkielen noch weitere epithecale Hautknochen lagen, und daß bei *Archelon* auf jeden Fall die 7 epithecalen Dorsalkiele vorhanden waren, wie bei *Dermochelys* (1909, p. 120). Die seitlichen Kiele von *Archelon* erscheinen also wie bei *Dermochelys* als Bestandteile einer epithecalen Hautpanzerschicht. Da nun aber die Marginalia von *Archelon* morphologisch genau dieselben Gebilde sind wie die Marginalia der nahverwandten Protostegiden und weiterhin der Cheloniiden, d. h. wie die Randplatten typischer Thecophoren, so müssen sie auch bei diesen epithecalen Ursprungs sein. Meine Deutung der Elemente der Seitenkiele von *Dermochelys* als Homo-

---

1) Vgl. auch HAY (1905), FRAAS (1913) und JAEKEL (1906).

loga der Thecophoren-Marginalia muß also richtig sein.<sup>1)</sup> Auch NEWMAN'S (1906) Ausführungen (vgl. S. 518) stützen diese Ansicht.

Kehren wir nunmehr zurück zu HAY'S Versuch, auch auf der Ventralseite von Thecophoren Spuren von Längskielen nachzuweisen. *Dermochelys* besitzt ventral 5 Längskiele, einen mittleren, der, wie ich beschrieben (S. 481), unter dem Einfluß des Nabels teilweise zu einer Doppelreihe wurde (vgl. Taf. 30 Fig. 2), und zwei seitliche, jederseits einen hyo-hypoplastralen und einen inframarginalen. Beim jungen Tier sind diese ventralen Längskiele viel ansehnlicher und treten mehr hervor als beim erwachsenen, sowohl durch die helle Färbung als auch durch die starke Hervorwölbung aus der Ebene der Bauchplatte. Doch konnte man bei meinem erwachsenen Exemplar noch deutlich ihren Verlauf an der etwas verwischten helleren Zeichnung und an den Verknöcherungen erkennen. Bei anderen Seeschildkröten finden sich nach HAY nur noch sehr geringe Spuren ventraler Längskiele. Verhältnismäßig gut entwickelt waren sie nach diesem Autor bei einer jungen *Thalassochelys*, bei der sowohl hervorgewölbte (sogar „tuberculated“) Hyo-Hypoplastralkiele wie Inframarginalkiele vorhanden waren, letztere längs der Reihe der bei dieser Form ausnahmsweise in die Erscheinung tretenden Inframarginalschuppen hinziehend. Der Befund von Inframarginalien und dazugehörigen hervortretenden Kielen bei *Thalassochelys* war es gerade, der HAY veranlaßte, die Supramarginalschuppen von *Macrocllemmys* zu prüfen, um Spuren entsprechender dorsaler Längskiele aufzufinden. Auch weist HAY darauf hin, daß das Plastron von *Toxochelys* jederseits einen niedrigen, aber ganz deutlichen Kiel besitze, der dem ersten Längslinienpaar von *Dermochelys* entspreche; ebenso sollen nach HAY bei *Protostega* ventrale Längskiele vorhanden gewesen sein (1898, p. 937). WIELAND (1909, p. 121) hat für *Archelon* gleichfalls das Vorhandensein von 5 Ventralkielen angenommen. Außer bei Seeschildkröten fand HAY auch bei einigen Landschildkröten Spuren ventraler seitlicher Längskiele (vgl. GRAY'S Figuren von *Kachuga lineata* und *K. dhongoka*; Cat. of Shield-Rept., tab. 17, 18): von dem mittleren ventralen Längskiele mußte er jedoch auf

1) GEGENBAUR (1898, p. 176) und GOETTE (1899, p. 427), davon ausgehend, daß der Atheckenpanzer von *Dermochelys* ursprünglicher sei als der Thecophorenpanzer, bezeichneten auch schon die Marginalia der Thecophoren als aus dem Atheckenpanzer hervorgegangene Elemente. GOETTE findet sich dazu veranlaßt durch seine Deutung der Costalia und Neuralia als Teile des Innenskelets (der Rippen bzw. Wirbel).



Grund seiner Untersuchungen annehmen, daß er völlig bei den Thecophoren verschwunden sei. Zusammenfassend äußert sich HAY, 1898, p. 940, folgendermaßen über die dorsalen wie ventralen Längskeile der Schildkröten: „All these keels, as we now find them in the Thecophora, I look upon as having originated through the fusion of rows of distinct dermal ossicles with the underlying bones of the carapace and plastron. The presence, in turtles of these keels and rudiments thereof, always more or less tuberculated at an early stage of life, is rendered comprehensible if we once admit that the common ancestors of the groups possessed corresponding rows of tuberculated bones.“

Aber noch aus einer anderen Tatsache muß nach HAY geschlossen werden, daß die Urschildkröten einen Doppelpanzer besaßen, nämlich aus der Beschaffenheit des thecophoren Hornschuppenpanzers. Dieses Hornplattensystem muß mit einem Epithecalpanzer in Verbindung gewesen sein, genau wie bei Lacertiliern und Crocodilen, bei denen, wenn epithecale Hautknochen entwickelt sind, dieselben durch entsprechende Hornschuppen abgedeckt werden.<sup>1)</sup> Bei *Dermochelys* sind in erwachsenem Zustande zwar keine Hornschuppen mehr nachweisbar, die zu den Knochenplättchen des Panzermosaiks gehören, aber beim jungen Tier zeigt sich die ganze Körperoberfläche in zahlreiche vieleckige Felderchen geteilt. HAY hält es für ganz sicher, daß diese schuppenartigen Felderchen den epithecalen Panzerplättchen entsprechen, die später in der Haut entstehen. In dieser Auffassung möchte ich mich HAY anschließen. Der Beweis für ihre Richtigkeit steht allerdings noch aus, da bei den nicht allzuseltenen frisch ausgeschlüpften Exemplaren von *Dermochelys* in der Haut noch keine knöchernen Elemente des Epithecalpanzers nachzuweisen sind und etwas ältere Tiere nie gefangen wurden. Man kennt von *Dermochelys* bis jetzt nur ganz junge und erwachsene oder fast erwachsene Exemplare. HAY nimmt nun an, daß die älteren Schildkröten einen Panzer aus Hornschuppen besaßen, unter denen dazugehörige Epithecalhautknochen lagen. Von solch einem landbewohnenden Vorfahren, mit Gliedmaßen, die für

---

1) Dies ist nicht ganz zutreffend, wie aus den Arbeiten von SCHMIDT (1910, p. 640; 1912, p. 86) hervorgeht; es ist kein so fester Zusammenhang von Hornschuppen und Hautverknöcherungen vorhanden, wie HAY glaubt; doch besteht derselbe meist, und es ist daher interessant, wie es HAY und NEWMAN getan haben, für die Beurteilung der ehemaligen Anordnung epithecaler Verknöcherungen auch die Schuppen oder Scuta heranzuziehen.

ein Landleben eingerichtet waren, leitet er einen Stamm ab, der in *Dermochelys* seinen Gipfelpunkt erreicht hat. Die Gliedmaßen wurden weitgehend umgebildet und möglicherweise auch die Hautschuppen und darunterliegenden Knochenplatten. Sicher unterlag der subdermale (thecale) Hautpanzer einer beträchtlichen Reduktion.

Von demselben primitiven Urtyp und zwar von einer Form mit breitem, unbeweglichem Rumpfe, langsam in der Bewegung und wenig wehrhaft, nahmen nach HAY auch die Thecophoren ihren Ursprung, welche länger am Land blieben. Für ein solches Tier möchte es nach HAY's Ansicht vorteilhaft gewesen sein, einen widerstandsfähigeren Panzer zu besitzen, als ihm die dünnen, beweglich verbundenen Epithecalpanzerplättchen bieten konnten. HAY nimmt nun an, daß von den Elementen des Epithecalpanzers einige ebenso wie die dazugehörigen Hornschuppen sich auf Kosten der anderen ausdehnten und gekielt wurden. Möglicherweise soll ihre Funktion als Kiele ihre Größenzunahme bedingt haben. Das Endergebnis war, daß ein solcher epithecaler Knochenplattenpanzer mit entsprechenden Hornschuppen den größten Raum bedeckte, welche bei den rezenten Thecophoren die Hornplatten einnehmen. Schließlich erreichte der ursprünglich noch ziemlich indifferent entwickelte Thecalpanzer jedoch eine solche Stärke, daß die epithecalen Hautknochen überflüssig wurden und in Rückbildung traten, ohne daß jedoch die weitergehende Vergrößerung der Hornplatten beeinflußt wurde.<sup>1)</sup> Epithecale Hornplatten und thecale Carapaxteile kamen schließlich bei den Thecophoren aufeinander zu liegen. Da jedoch beide ursprünglich nichts miteinander zu tun hatten, wird auch die merkwürdige und auffallende Tatsache verständlich, warum die Hornplatten des Thecophorenpanzers in keiner Weise mit den darunterliegenden knöchernen Panzerstückchen korrespondieren, sondern im Gegenteil bei den seitlichen Hornplatten jede einzelne eine Costalplatte und noch die Hälfte der vorhergehenden und der nachfolgenden abdeckt. Die hornigen Neuralschilder sind ähnlich ver-

1) Wie ich zu diesen Ausführungen HAY's bemerken möchte, halte ich es für sehr unwahrscheinlich, daß die epithecalen Hautpanzerplatten jemals auch nur annähernd eine solche Ausdehnung gehabt hätten, wie heute die Hornschilder sie zeigen. Schon sehr frühe scheint das Hornschildersystem der Thecophoren eine eigene, vollkommen selbständige Entwicklungsrichtung eingeschlagen zu haben, wie auch die sehr konstanten Zahlenverhältnisse dartun, während der Epithecalpanzer allmählich verschwand.

teilt; sie bedecken bisweilen ganz oder teilweise zwei bis vier Neuralia. Aber: „The marginal scutes are only as long as the marginal bones which they cover, but, instead of coinciding with the latter, they break joints with them“ (p. 941). Die Ausnahmestellung der marginalen Hornschilder des Thecophorenpanzers, welche allein unter allen Hornschildern ebenso groß sind wie die Marginalknochen, möchte ich ganz besonders betonen, da sie durch meine Deutung der Marginalia als epithecale Hautpanzerstücke eine Erklärung findet. Noch vollkommen ursprüngliche Verhältnisse vorausgesetzt, müßte man eigentlich erwarten, daß die marginalen Hornschilder der Thecophoren nicht allein in ihrer Größe, sondern auch in ihrer Lagerung mit den dazugehörigen Knochen übereinstimmten. Der ursprüngliche Zustand muß auch so beschaffen gewesen sein; aber er ging meiner Meinung nach dadurch verloren, daß, wie schon erwähnt, das Hornschildersystem der Thecophoren für sich eine eigene Entwicklungsrichtung einschlug und die marginalen Randplatten nicht unbeeinflußt geblieben sind von den Umbildungen, welche die sehr groß gewordenen costalen Hornplatten erlitten. Und noch eine andere Tatsache, welche NEWMAN (1906) festgestellt hat, paßt für meine Deutung der Marginalia als epithecale Panzerteile und meine Annahme einer ursprünglich vorhandenen Konvergenz von Hornschuppe und epithecaler Knochenplatte bei den Urschildkröten: die Marginalia sind die einzigen Platten, bei denen mit abnormer Ausbildung der Hornschilder ausnahmslos entsprechend abnorme Ausbildung der darunterliegenden Knochen verbunden ist. Hierzu tritt der genetische Zusammenhang zwischen epidermaler Hornschuppe und epithecaler Knochenplatte wieder klar an den Tag. Bei Abnormalitäten in den Costal- wie Neuralreihen jedoch ergab sich keine derartige ausnahmslose Korrespondenz wie bei der Marginalreihe. Eine solche ist auch nicht zu erwarten, da die Knochenschilder dieser Region nach unserer Auffassung (im Gegensatz übrigens zu NEWMAN, der darin periostale Bildungen sieht) thecale Hautknochen sind und deshalb gar keine Beziehung zu den epidermalen, ursprünglich dem epithecalen Panzer angeschlossenen Hornschildern besitzen können (vgl. NEWMAN, 1906, p. 96).

Im genaueren hat HAY (1908) die Beziehungen zwischen Dermal- und Subdermalpanzer (Epithecal- und Thecalpanzer) der Schildkröten folgendermaßen zusammengefaßt: „Starting with this outfit, the vast majority of turtles have wholly or almost wholly divested themselves



of the dermal layers and have acquired a solid shell composed of the subdermal bones. On the other hand, the leatherback turtle, *Dermochelys*, appears to have retained the dermal and to have almost wholly surrendered the subdermal bones, for the costal plates now form only unimportant fringes on the ribs; the peripherals and neurals are wholly gone; the nuchal is reduced and the plastral bones are only eight slender rods. As regards the carapace, *Dermochelys* possesses little, that is homologous with that of most other turtles."

Mit HAY und im Gegensatz zu DOLLO (1901) nehme ich für die gemeinsamen Vorfahren von Atheken und Thecophoren den Besitz eines Doppelpanzers an. Bezüglich der Zusammensetzung dieser beiden Panzerlagen unterscheidet sich meine Auffassung von derjenigen HAY's hauptsächlich in dem Punkt, daß ich auf Grund meiner Befunde an *Dermochelys*, die auch sehr gut im Einklang stehen mit dem, was man vom Hautpanzer von *Archelon* weiß, die Marginalia deute als Bestandteile des Dermal- (Epithec-) und nicht des Subdermalpanzers (Thecalpanzers). Ferner glaube ich für die Rückenseite als ursprüngliche Zahl 9 Kiele annehmen zu müssen. Ich fand nämlich bei der jungen *Dermochelys* auf dem Halse in Gestalt zweier sehr deutlicher, heller Streifen ganz entsprechend denen, welche die Längskiele des Rückenschildes kennzeichnen, ein Längskielpaar angedeutet, das auf dem Rücken zwischen den mittleren neuralen und den costalen Kielen seine Fortsetzung gefunden haben muß, das aber hier völlig verschwunden ist, also Andeutungen für das frühere Vorhandensein eines costo-neuralen Kielpaares. Eine sehr hübsche Ergänzung findet diese Beobachtung durch NEWMAN'S (1906) entsprechende Befunde an dem „tail trunk“, der Schwanzwurzel, von *Chelydra serpentina*. Er fand dorsal im ganzen ebenfalls 9, ventral 5 deutliche Längsreihen von Verknöcherungen oder Höckern bzw. Schildern. Von den dorsalen bestanden die beiden seitlichen (marginalen), die costalen und die mittlere (neurale) aus größeren Elementen, während die zwischen der marginalen und costalen Reihe gelegene Supramarginalreihe, ebenso wie die zwischen neuraler und costaler Reihe gelegene neurocostale Längsreihe, aus kleinen, weniger regelmäßig angeordneten Höckerchen oder Schildern bestand. Ventral sind die medianen Interplastralen und die seitlichen Inframarginalen aus kleinen, die dazwischen gelegenen Plastralen aber aus größeren Schildern zusammengesetzt. Es sind also im ganzen 14 Reihen vorhanden, 7 primäre Hauptreihen und zwischen jedem Paar nochmals

eine sekundäre Nebenreihe. Von der Annahme ausgehend, daß die Panzerreihen von Schwanz und Rumpf ursprünglich ununterbrochen ineinander übergingen, müssen wir uns vorstellen, daß die sekundären Reihen durch die primären nach und nach verdrängt wurden, wie denn auch in den höchst spezialisierten Fällen, wie sie bei den landbewohnenden Emydiden vorliegen, nur noch 7 primäre Reihen übrig geblieben sind (entsprechend den Hornschildern der Neuralia, paarigen Costalia, Marginalia und Plastralia). NEWMAN schreibt nun p. 103: „This condition as derived from the tail-trunk of *Chelydra* differs rather radically from the ancestral condition derived from *Dermochelys*, in which there are twelve rows (7 + 5) of equal rank. I am inclined to believe that *Dermochelys* is an extremely aberrant type with only a most distant connection with the phylogenetic line of Chelonia. The twelve keels of *Dermochelys* are comparable, I believe, to the seven keels of modern forms, and the irregular rows of plates and scutes between the keels are comparable to the secondary rows of scutes seen in the tail-trunk of *Chelydra* and represented in the carapace and plastron by inframarginals, supramarginals, interplastrals and neuro-caudals.“ Dieser letzteren Ansicht kann ich mich jedoch nicht anschließen, da ich Homologa aller der im Schwanz von *Chelydra* angetroffenen Längsreihen auch bei *Dermochelys* als Kiele zu finden glaube; selbst die von NEWMAN als Neuro-costale bezeichnete Reihe ist bei der jungen *Dermochelys* andeutungsweise noch vorhanden. Beim älteren Tier ist sie verloren gegangen, wie ja überhaupt diese Reihe von allen sekundären Längsreihen als erste infolge Ausdehnung der costalen und neuralen Nachbarreihen verloren gegangen zu sein scheint (NEWMAN, p. 103). Wir hätten also bei *Dermochelys* den Neuralkiel, ferner die Costal-, Marginal- und Plastralkiele als Hauptkiele, Costo-neural-, Supra- und Inframarginalkiele sowie den unpaaren Interplastralkiel als Nebenkiele anzusehen. In dieser Hinsicht besteht also nicht, wie NEWMAN annahm, ein wesentlicher Unterschied zwischen Cheloniiden und *Dermochelys* und kein Grund, nur eine sehr entfernte Verwandtschaft beider Typen von Meeresschildkröten anzunehmen.

Ferner muß ich, im Gegensatz zu HAY, den Thecal- oder Subdermalpanzer gegenüber dem Epithecal- oder Dermalpanzer als den phylogenetisch älteren Besitz betrachten. Denn allgemein, wenn man zwei Schichten von Hautverknöcherungen übereinander antrifft,

pfllegt, wie GOETTE (1899, p. 432) meiner Meinung nach ganz richtig bemerkt hat, immer oder fast immer die oberflächlich gelegene Schicht die phylogenetisch jüngere Erwerbung zu sein. GOETTE schreibt p. 431 Folgendes:

„Mit dem besprochenen Hautskelett, dem Panzer der Atheca und seinen Resten bei den Thecophora, den Randplatten, haben die übrigen Hautknochen, die allen Schildkröten gemeinsam sind, die Nackenplatte und das Plastron, nichts zu tun. Sie liegen bei den Atheca nicht nur unter dem Panzer, sondern entstehen auch ebensoviel früher, dass an einen genetischen Zusammenhang beider Teile nicht gedacht werden kann“ und p. 432: „Wir haben also bei den Schildkröten ein doppeltes Hautskelett zu unterscheiden, geradeso wie am Schädel der Lacertiden über den cutanen Deckknochen noch die später hinzukommenden Schuppenknochen liegen.“

GOETTE ist bezüglich der Marginalia auf Grund seiner an Embryonen thecophorer Schildkröten ausgeführten Untersuchungen zu derselben Beurteilung gelangt wie ich auf Grund der vergleichenden Betrachtung des *Dermochelys*-Panzers, daß nämlich die Marginalia der oberflächlichen, epithecalen Hautpanzerschicht angehören. GOETTE mußte zu dieser Schlußfolgerung kommen durch seine Deutung des thecalen Panzers (*Costalia* und *Neuralia*) als Teil des Stammskelets (Verbreiterungen der Rippen und der Dornfortsätze der Wirbel). Denn es ist klar, daß die Marginalia sich nicht aus dem Stammskelet, wozu sie niemals Beziehungen aufweisen, herleiten lassen. Sieht man aber im Gegensatz zu GOETTE, wie auch ich es tue, im thecalen Panzer keinen Teil des Stammskelets, so wird der GOETTE'schen Deutung der Boden entzogen; denn wenn die *Costalia* und *Neuralia* gleichfalls Hautknochen sind, so könnten die Marginalia doch derselben tieferen Schicht von Hautknochen angehören wie diese und nicht der oberflächlichen epithecalen Schicht, der dem Mosaikpanzer von *Dermochelys* homolog ist. Diese Auffassung ist ja auch von HAY (1908) tatsächlich vertreten worden (vgl. S. 518). Aber richtig scheint mir die Deutung der Marginalia als homolog dem epithecalen Mosaikpanzer doch zu sein, sowohl weil man bei *Dermochelys* Marginalia erkennen kann, wie wegen der Verhältnisse bei *Archelon* (vgl. S. 521 ff.). Weiter enthalten GOETTE's Darlegungen Verschiedenes, dem ich mich nicht anschließen kann. Er betrachtet, wie gesagt, *Neuralia* und *Costalia* als Abkömmlinge des Innenskelets, während ich darin mit dem Innenskelet in Verbindung getretene Hautknochen sehe. Und während nach GOETTE für *Dermochelys* insbesondere die *Costalia*



im Beginn ihrer Ausbildung stehen, muß ich sie als stark reduziert betrachten. BAUR, 1890, p. 534 nahm ebenfalls eine spätere Entstehung des Thecalpanzers von *Dermochelys* an: „The mosaiklike carapace and plastron of these forms is probably a secondary formation, which appeared after the dermal part of the ribs had disappeared entirely.“ Jedoch setzt BAUR diese Entstehung des Epithecalpanzers (Panzermosaik) in eine viel spätere phylogenetische Periode, als ich das tue. Er betrachtet als Vorfahren von *Dermochelys* Thecophoren, die zuerst ihr thecales Skelet verloren und dann erst einen Epithecalpanzer überhaupt und schließlich in der Form eines Panzermosaiks, wie es *Dermochelys* aufweist, ausgebildet haben sollen.

Für eine phylogenetisch spätere Entstehung des epithecalen Schuppenpanzers im Vergleich zum Thecalpanzer spricht die Tatsache, daß bei *Dermochelys* der Epithecalpanzer in der Ontogenese viel später in die Erscheinung tritt als der thecale. Beide aber waren bei den Stammformen der Schildkröten schon vorhanden. Bei den primitivsten Schildkröten hatte schon eine Kombination beider Panzerschichten zu einer geschlossenen Kapsel stattgefunden, indem diejenigen epithecalen Elemente, welche den Seitenrand des Rumpfes bedeckten, sich vergrößert hatten und als Marginalia zu einem wesentlichen Teil des Panzers geworden waren. Die übrigen epithecalen Elemente dürften dagegen relativ kleine Elemente geblieben sein, die nicht in sehr feste Verbindung mit dem thecalen Panzer getreten waren, denn sonst würden wohl bei den primitiveren Schildkröten (bei den Amphichelydia und den älteren Meeresschildkröten) diese Elemente besser und öfters erhalten sein. Der primitive Panzer der Schildkröten war also ein Thecophorenpanzer (mit Marginalia), wozu akzessorisch epithecale Elemente in zahlreichen Längsreihen kamen (12: nämlich einer neuralen und paarigen costoneuralen, costalen, supramarginalen Reihen auf der Rückenseite und einer unpaaren interplastralen und paarigen plastralen und inframarginalen Reihen auf der Bauchseite).

Unter den Cheloniidea (vgl. S. 512) schlugen nun die Stammformen der Atheken und Thecophoren direkt entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen in der Panzerentwicklung ein. HAY (1909) nimmt an (vgl. S. 525), daß bei Thecophoren völlig oder fast völlig der Epithecalpanzer verloren ging und eine feste Knochenkapsel aus den Thecalpanzerteilen entstanden sei. Andererseits soll bei *Dermochelys* ausschließlich der Epithecalpanzer eine Ausbildung erfahren haben, während der Thecalpanzer sehr stark rückgebildet worden

sei, so daß der Panzer dieser Form wenig besitze, was mit dem anderer Schildkröten homolog sei. Meiner Ansicht nach sind der *Dermochelys*- und der Thecophorenpanzer zwar die Endglieder zweier entgegengesetzten Entwicklungsreihen, aber doch besteht zwischen beiden keine solche grundsätzliche Verschiedenheit, wie HAY befürwortet. Vor allem setzt sich der Thecophorenpanzer nicht ausschließlich aus thecalen Bestandteilen zusammen, sondern er enthält auch epithecale und zwar in den Marginalien und wahrscheinlich auch in dem Pygale. Der Thecophorencarapax ist also zustande gekommen durch Zusammenschluß zweier Hautpanzerlagen. Es ergibt sich folgende Scheidung seiner Komponenten: Thecalen Ursprungs sind das Nuchale, die Neuralien, Costalien und die Teile des Plastrons, epithecale Hautknochen sind die Randplatten und das Pygale.

Was die Suprapygalia anbetrifft, so möchte ich nochmals darauf hinweisen, daß HAY's Befund, wonach bei *Toxochelys* einer der in der Mittellinie gelegenen Höcker das zweite Suprapygale überdeckte, es wahrscheinlich macht, daß die Suprapygalia thecalen Ursprungs sind. *Dermochelys* gibt zur Entscheidung dieser Frage keinen Anhaltspunkt, da thecale Elemente in der Region der Pygalien, ebenso wie die Neuralien bei dieser Form fehlen. Auch die Verhältnisse bei *Archelon* und *Protostega* geben keinen sicheren Aufschluß.

### c) Die ursprüngliche Beschaffenheit der Marginalreihe und Bemerkungen über die Panzerform von *Dermochelys*.

Einen lückenlos geschlossenen Ring von Marginalien kann man als ursprünglichen Zustand wohl kaum annehmen, da man sich doch vorzustellen hat, daß zum mindesten die mittleren Längskiele auch auf dem Halse (wie Schwanze) eine Fortsetzung gefunden haben. Es handelt sich also darum, zu entscheiden, wie weit sich die Marginalkiele am Vorderrand fortsetzten, ob sie ursprünglich wie bei Cheloniiden bis an das Nuchale, bzw. bis an die Endpunkte der Pleuralkiele reichten, oder ob sie wie bei *Dermochelys* schon in der Höhe der zweiten Rippenenden, an den seitlichen Eckpunkten des Panzers, ein Ende fanden. Wenn man von dem Gedanken ausgeht, daß bei *Dermochelys* der Epithecapanzer nicht so erheblich von dem Thecalpanzer beeinflusst wurde wie bei den Thecophoren,

wo ein Zusammenschluß der dermalen Marginalia an das Subdermalskelet zu einem einheitlichen Carapax stattfand, ferner wenn man daran denkt, daß die Längskiele früher auch einmal auf den Hals übergetreten sein müssen (Hautpanzer der Crocodile!), so könnte man wohl dazu kommen, den Zustand bei *Dermochelys* als den ursprünglichen anzusehen. Als der Rumpfpanzer durch kräftigere Ausbildung aus dem übrigen Hautskelet sich hervorzuheben begann, wären die Längskiele einfach unterbrochen worden und auf diese Weise am Vorderrande des Panzers jene vier typischen Ecken entstanden. Diese durch vier vordere Ecken gekennzeichnete Panzerform von *Dermochelys* ergäbe sich dann als eine primitive Panzergestalt. Bei den meisten Thecophoren wären sekundär nicht allein jene vier Ecken verschwunden, sondern auch eine sekundäre Weiterführung der Marginalreihe bis zum Nuchale hin ausgebildet worden. Während nun, wie schon früher beschrieben, die erwachsene *Dermochelys* in der Zone von den seitlichen Panzerecken bis zu den vorderen (Textfig. Aa—b) keine Spur von Marginalia erkennen läßt, zeigt das junge Tier eine deutliche Weiterführung des marginalen Längskieles bis fast an die Endpunkte des costalen Kielpaares (vordere Panzerecken). Hieraus ergibt sich also mit aller Deutlichkeit, daß der Befund am erwachsenen Tier, wo die Marginalreihen an den seitlichen Panzerecken unterbrochen sind, nicht der ursprüngliche sein kann, sondern, daß der Befund bei Cheloniiden der ursprünglichere ist. Diese Marginalien, welche bei Cheloniiden die Verbindung zwischen Nuchale und den durch die distalen Enden des zweiten Rippenpaares gekennzeichneten Seitenecken des Panzers bewerkstelligen und die *Dermochelys* auch einmal besessen haben muß, will ich Prosmarginalien nennen. Es taucht hiermit die Frage auf, warum *Dermochelys* ihre Prosmarginalien verloren hat. Die Betrachtung des Tieres von der Rückenseite zeigt, daß wir die Verlagerung der gewaltigen Vorderflosse dorsalwärts hierfür verantwortlich machen müssen; der Raum, den die mächtigen Muskelmassen des Oberarmes beanspruchten, verlangte eine Ausbuchtung des Panzers, und so gingen die Prosmarginalia infolge der auch hierin sich äußernden hochgradigen Anpassung von *Dermochelys* an die schwimmende Lebensweise verloren. Wie die Verlängerung der Vordergliedmaßen das Verschwinden der Prosmarginalien und die Ausbuchtung des Panzers in diesem Gebiet hervorgebracht haben dürfte, so ist die Ausbuchtung des Panzers zwischen den vorderen Panzerecken vielleicht auf den zunehmenden



Umfang des Halses zurückzuführen. Als primitiven Zug der Panzerform von *Dermochelys* glaube ich das Vorhandensein der vier Eckpunkte des Vorderrandes um so weniger ansprechen zu dürfen, als sie bei Landschildkröten (die in der Lebensweise doch ursprünglicher sind) und bei wenig angepaßten Meeresschildkröten (Toxochelyidae und Thalassemydidae) fehlen. *Archelon* besaß sie schon, allerdings noch nicht so ausgeprägt wie *Dermochelys* (vgl. WIELAND, 1909, Text- und Tafelfiguren).

Auf eine bemerkenswerte Tatsache möchte ich noch hinweisen, nämlich darauf, daß es bei den Thecophoren in der Regel jederseits nur zwei Prosumarginalia gibt, welche die Verbindung bewerkstelligen zwischen dem Nuchale (costalen Panzereckpunkten) und den seitlichen Panzerecken, welche auch, wenn sie ausgeglichen wurden, immer durch die distalen Enden des ersten langen Rippenpaares festgelegt werden. [Vgl. *Archelon* und *Protostega* (WIELAND, 1909) *Chelone mydas*, *Lytoloma angusta* (WIELAND, 1904, tab. 5, 6), *Chelydra serpentina*, *Macroclermys temminckii* (BOULENGER, 1889, fig. 4 u. 6) sowie zahlreiche andere Formen.]

Da die Marginalien der epithecalen Skeletlage des Panzers angehören, kann die Verbindung zwischen ihnen und dem subdermalen, einer tieferen Skeletlage angehörigen Nuchale nicht ursprünglich sein. Dieser Anschluß ist aber offenbar schon bei den ältesten Schildkröten zustande gekommen, denn schon die Amphichelydia besitzen ihn vollständig ausgebildet. Die das Nuchale bedeckenden epithecalen Elemente, insbesondere die vordere Endplatte der Neuralreihe, verschwanden bei den Thecophoren, wenn solche überhaupt typisch ausgebildet waren. Nicht ausgeschlossen ist es, daß die unmittelbar an das Nuchale grenzenden Randplatten aus den Endplatten der Pleuralkiele hervorgegangen sind. Zu der Auffassung, daß ursprünglich über dem Nuchale epithecale Panzerteile lagen, die jetzt meist verschwunden sind, komme ich durch Vergleich der extremen Verhältnisse bei *Dermochelys* und Thecophoren einerseits mit dem Mittelzustand bei *Archelon ischyros* andererseits.

Nach WIELAND's Angaben 1909 war bei *Archelon* das Nuchale schon wie bei typischen Thecophoren an Marginalia angeschlossen gewesen; aber es scheint, daß einiges doch anders war als bei diesen. WIELAND schildert das Nuchale von *Archelon* folgendermaßen (1909, p. 114): „The nuchal is very large and very thin, especially in the lateral portion, indeed so thin as to suggest the necessity for strengthening by overlapping dermal ossifications. The anterior edge

is strongly concave, being sharp, not rounded, in the middle region“, und p. 116: „On the nuchal itself no additional elements were observed but as just stated, one may suppose from the great reduction in thickness such may well have been present. Indeed it is not impossible, that the posterior end of the nuchal extended beneath the first of the median supra-neural-elements, and that as a consequence our restoration is thus some ten centimeters too long.“

Diese Vermutung von WIELAND erhält eine bedeutende Stütze durch die Befunde bei *Dermochelys*, deren Nuchale ja vollständig vom Epithecapanzer bedeckt ist. Auch bei dieser Form schließt die neurale Längsreihe des Epithecapanzers nicht durch eine größere Platte ab. Es finden sich vielmehr längs des konkaven Vorderandes des Rückenschildes eine Reihe kleiner Knochenplättchen. Es mögen deshalb auch bei *Archelon* vor der vordersten von WIELAND aufgefundenen Epineuralplatte noch kleinere, das Nuchale abdeckende Knochenplättchen gelegen haben. Dies ist noch aus einem zweiten Grunde wahrscheinlich. WIELAND hebt hervor, daß der Vorderrand des auffallend dünnen Nuchales von *Archelon* schneidenartig sei. Wir sehen aber am *Dermochelys*-Panzer, daß die Bewegungen des Halses in diesem Abschnitt einen verdickten, stumpfen Rand fordern. Ich betrachte dies als einen besonders deutlichen Hinweis dafür, daß die Nackenplatte von *Archelon* tatsächlich noch von epithecalen Hautpanzerknochen überlagert wurde, welche, an deren Vorderrande hinziehend, nach dem Halse zu einen verstärkten Abschluß des Panzers bildeten und sich gleich dem Nuchale selber an die Marginalplatten anfügten.

Die Nackenplatte von *Archelon* war also nicht so gut entwickelt wie bei typischen Thecophoren und auch bei *Protostega*. Sie wurde von epithecalen Elementen überdeckt; ob sie, wie bei *Dermochelys*, von dem Epithecapanzer getrennt wurde durch eine, dann allerdings dünne Lederhaut, ist nicht zu beurteilen; das Nuchale von *Archelon* konnte trotzdem an der unmittelbaren Verstärkung des Panzervorderrandes teilnehmen und mit seinen vorderen seitlichen Fortsätzen den Anschluß an die Prosomarginalia erreichen. Der bei *Protostega* und *Chelonia* bestehende Zustand, wo die Reihe der Marginalia vorn mit dem Nuchale verbunden ist, dürfte also der primitivere sein. Auch *Archelon* besitzt ihn noch, trotz der Reduktion seines Nuchales zu einer größtenteils dünnen Knochenplatte. Bei *Dermochelys* ist, bei immer geringerer Bedeutung des Nuchales für die Festigkeit des Carapax — auch die Rückbildung der Prosomargi-

nalía ist zu beachten —, die direkte Verbindung des Nuchales mit den Marginalia und mit den Elementen des epithecalen Panzers überhaupt verschwunden. Man könnte hier an einen primitiven Zustand denken, aber *Archelon* zeigt uns, wie der *Dermochelys*-Zustand entstehen konnte. Primitiv ist für *Archelon* und *Dermochelys* wohl die Überlagerung des Nuchales durch epithecale Elemente, die wir ja mit HAY als einen alten Bestandteil des Schildkrötenpanzers erkannt haben; ob diese epithecalen Elemente ursprünglich eine so vollständige Bedeckung des Nuchales bildeten wie jetzt bei *Dermochelys* und vielleicht bei *Archelon*, bleibe dahingestellt; mir ist dies nicht wahrscheinlich.

Bei *Dermochelys* ist der Carapax hinten zu einer eigentümlichen Spitze verjüngt, wie man es bei keiner anderen Schildkröte (auch nicht bei *Archelon*) findet. Wie die schlanke Form des Carapax (vgl. S. 476) überhaupt, dürfte auch dies eine Anpassung an die schwimmende Lebensweise sein. Die Form des Carapax von *Dermochelys* ist nicht primitiver als bei anderen Schildkröten, sondern in Zusammenhang mit der Lebensweise erheblich modifiziert.

#### d) Die Stammesgeschichte des Atheckenpanzers.

Der Thecophorenpanzer, dessen Zusammensetzung auf den vorhergehenden Blättern darzulegen versucht wurde, muß betrachtet werden als eine ganz spezielle Anpassung an die Bedürfnisse landbewohnender Tiere. Für so schwerfällige und wehrlose Geschöpfe, wie es die ältesten Schildkröten schon gewesen sein müssen, muß die Ausbildung einer festen, aus großen, starr verbundenen Knochenplatten zusammengefügtten Knochenkapsel, welche auch noch Raum zum Schutze des Kopfes, Halses und der Gliedmaßen bot, vorteilhaft gewesen sein; die epithecalen Elemente waren von geringer Bedeutung, verfielen der Rückbildung und sind meist, mit Ausnahme der Marginalia, verschwunden.

Wenn nun bei den Athecken, wie z. B. *Dermochelys*, ganz gegen die allgemeine Regel der Epithecapanzer, der sich dem Thecophorenpanzer gegenüber, abgesehen von der anderen Herkunft seiner Elemente, durch seine Zusammensetzung aus kleinen, sehr zahlreichen Knochenplättchen charakterisiert, zur Ausbildung gekommen ist, während der Thecalpanzer bei diesen Formen sozusagen fast jede Bedeutung verlor, so müssen wir uns sagen, daß hier andere Bedürfnisse vorgelegen haben müssen als bei den Thecophoren. Es liegt nun auf der Hand, daß wir für die eigentümliche



Panzerentwicklung der Atheken das Meeresleben dieser Tiere verantwortlich machen müssen. Stellt der Thecophorenpanzer mit der weitgehenden Rückbildung der epithecalen Elemente das eine Extrem der Panzerentwicklung der Schildkröten dar, so muß als das andere der Panzer von *Dermochelys* betrachtet werden.

Die ausführlichsten Angaben über den vermutlichen Entwicklungsgang des Athekenpanzers verdanken wir L. DOLLO (1901).<sup>1)</sup> Seine Ansicht ist kurz folgende: Die sekundär wieder pelagisch gewordene atheke *Dermochelys* stammt von einer sekundär littoralen Atheke vom Typ *Psephophorus*, mit dickem, dorsal und ventral geschlossenem Panzermosaik, welche zurückgehen soll auf eine primär pelagische Thecophore mit sehr stark reduziertem Carapax und Plastron und völlig rückgebildetem Epithecalpanzer. Diese primär pelagische Thecophore leitet er ab von einer primär littoralen typischen Thecophore und diese von terrestrischen Formen. *Dermochelys*, *Psephophorus*, *Protosphargis*, *Archelon*, *Protostega*, *Allopleuron*, *Chelone* und *Thalassochelys* sollen zwar nicht die Genealogie von *Dermochelys* in gerader Linie verkörpern, aber die „types représentatifs“ der einzelnen Entwicklungsphasen darstellen, seit der Zeit, wo die Schildkröten zum ersten Male sich der pelagischen Lebensweise anpaßten. Auf eine Schwäche dieser Stammesgeschichte hat schon NICK hingewiesen. Er schreibt 1912, p. 209: „Der „Thécophore pélagique“ soll ganz ohne Panzer gewesen sein. Dann müssten die Knochenplättchen des Dermochelydenpanzers eine vollkommene Neubildung sein, obwohl wir in der Reihe der Reptilien vielfach ein altes Dermal skelet antreffen. Auch fragt es sich, ob bei einer derart weitgehenden Rückbildung der die ganze Körperform der Schildkröten bedingenden Hartteile diese selbst gewahrt bleiben konnte, wie es doch bei *Dermochelys* noch im ganzen der Fall ist, namentlich hinsichtlich der scharfen Seitenränder (vgl. die Fischform der Cetaceen, Pinnipedier, Ichthyosaurier usw.).“ NICK vermeint vielmehr, ein vermittelnder Weg zwischen den beiden extremen Ansichten HAY'S, der einen kräftig entwickelten epithecalen Panzer als primitiv betrachtet (1898 u. 1908), und DOLLO'S (1901) sei nicht von der Hand zu weisen. Das Vorhandensein eines Dermalpanzers (Epithecalpanzers) über dem reduzierten Subdermalpanzer (Thecalpanzer) von *Dermochelys* betrachtet er mit HAY als ein primitives Merkmal,

1) Vgl. auch ABEL (1912, p. 616—619).

um so mehr als Reste eines Epithecalpanzers auch bei anderen Thecophoren noch nachweisbar sind, und meint im Anschluß an HAY, bei der primitiven alten Form, welche die gemeinsame Stammform von *Chelonia* und *Dermochelys* sein muß, brauche man erst recht keine völlige Reduktion des Dermalpanzers (Epithecalpanzers) anzunehmen, vielmehr dürfte dieser zum mindesten in einigen Längsreihen entwickelt gewesen sein. Auch die neueren Befunde von WIELAND bei *Archelon* sprechen gegen DOLLO. Ich habe oben S. 508 und 529 ff. ausgeführt, daß ich die Stammform von *Dermochelys* und *Chelonia* als eine Thecophore mit epithecalen Panzerelementen betrachte. Was sie von den Atheken unterscheidet, ist die stärkere Ausbildung des thecalen und schwache Entwicklung des noch in nicht zusammenhängenden, sondern in einzelnen Längsreihen angeordneten Epithecalpanzers. Viel weniger groß sind die Unterschiede jener Urform gegenüber den Thecophoren. Der Thecalpanzer war kräftig, vermutlich durchaus normal entwickelt. Über dem Thecalpanzer, noch nicht durch eine dicke Lage Bindegewebe von ihm getrennt, lag der Epithecalpanzer, zuerst in schwacher Ausbildung, in getrennten Längsreihen, wovon nur die Randreihe der Marginalia gut entwickelt war. Besonders betonen muß ich, daß das Nuchale noch in der Ebene der Marginalia lag und damit verbunden war, wenn es auch noch von epithecalen Elementen überlagert wurde. Auch die Panzerform der Stammschildkröte glich nicht der bei *Dermochelys* ausgeprägten, wo der Vorderrand durch vier deutliche Ecken gekennzeichnet und das Hinterende zugespitzt ist, sondern mehr der ovalen Form des Thecophoren-carapax.

Es ergeben sich hiernach als primitive Züge des *Dermochelys*-Panzers nur die Ausbildung der dorsalen und ventralen Längskiele mit ihren epithecalen Elementen. Sekundär ist die schlanke Panzerform mit den vier vorderen Ecken und der caudalen Zuspitzung, die Bildung eines geschlossenen Panzermosaiks, das neuerdings (man denke an *Psephophorus*) dorsal und ventral wiederum der Rückbildung unterlag. Sekundär ist auch der Verlust der Neuralia, das völlige oder fast völlige Verschwinden der Costalia, die Unterbrechung der Marginalien an den seitlichen Panzer-ecken, das Verschwinden des costo-neuralen Längskielpaares, ebenso die starke Rückbildung des Pla-

strons, welche dasselbe zu einem schwachen Knochenring reduzierte und neben den alten auch bei vielen Thecophoren verloren gegangenen Mesoplastron auch das allgemein vorhandene Entoplastron verschwinden ließ.

Wie Nick's Untersuchungen (1912, p. 200) wahrscheinlich gemacht haben, dürfte die gemeinsame Stammform von Cheloniiden und *Dermochelys* keine Land-, sondern eine schon an ein Wasserleben angepaßte Form gewesen sein. Aus diesem primitiven Typ, vermutlich einer littoralen Form, dürften zu verschiedenen Zeiten Schildkröten entstanden sein, die sich zu hochseebewohnenden Formen entwickelten. Eine Entwicklungsreihe hat ihren Gipfelpunkt heute in *Dermochelys*, eine jüngere in den Cheloniiden erreicht. Erst nachdem der Cheloniidenstamm schon den epithecalen Panzer mit Ausnahme der Marginalia verloren hatte, wandte er sich der Hochsee zu, und hier machte sich, ebenso wie bei *Dermochelys*, der Einfluß des Hochseelebens in der Rückbildung des Panzers geltend. Dies geht deutlich daraus hervor, daß bei *Thalassocheilus* erst im späteren Alter, bei *Chelonia* sogar nie mehr die Fontanellen des Carapax geschlossen werden.

Früher als die Stammformen der Cheloniiden wandte sich der *Dermochelys*-Stamm dem offenen Meere zu; jedenfalls weist die viel weiter gehende Anpassung der letzteren Formen an das schwimmende Hochseeleben darauf hin (Extremitätenbau, Panzerform und Panzerzusammensetzung, verhältnismäßig viel größerer Knorpelgehalt des Skelets [Folgeerscheinung des Meereslebens] etc.) Es geschah dies offenbar zu einer Zeit, da die epithecalen Elemente noch ziemlich gut entwickelt waren. Dadurch war bei *Dermochelys* die Möglichkeit der eigentümlichen Umbildung des Carapax gegeben. Wohl unter dem Einfluß des Hochseelebens erlangte der Epithecapanzer das Übergewicht über den thecalen.

Der Gang dieser Umbildung wird uns anscheinend einigermaßen verdeutlicht durch *Archelon* (wobei es bis auf nähere Prüfung dahingestellt bleiben muß, wie nahe *Archelon* mit *Dermochelys* verwandt ist und ob Konvergenz in der Ausbildung des epithecalen Panzers vorliegt). Wie allgemein bei Meeresschildkröten fand auch in der zu *Dermochelys* führenden Entwicklungsreihe eine Rückbildung des thecalen Panzers, der Costalia und der Elemente des Plastrons, statt. Diese wurde aber hier zum Teil kompensiert durch eine progressive Entwicklung der epithecalen Elemente, wozu die Möglichkeit ge-



geben war durch die noch relativ gute Entwicklung derselben in Gestalt von Längsreihen kleiner Knochenstückchen (neben den gut entwickelten Marginalia). Diese wurden offenbar zu dünnen, etwas größeren Knochenplättchen, die anfangen, mit zackigen Rändern aneinander zu schließen; so entstanden ziemlich breite, kontinuierliche Längsreihen von epithecalen Plättchen, die wohl schon sehr bald (vielleicht auch schon bei *Archelon*) mit den Rändern einander erreichten und so einen geschlossenen Mosaikpanzer bildeten. Die Neuralia, überflüssig geworden, wurden immer zarter. Da auch das Nuchale von epithecalen Elementen bedeckt wurde, konnte es gleichfalls in Rückbildung treten, behielt aber anfänglich noch die Verbindung mit den Marginalia bei. Auf dieser Umbildungsstufe steht *Archelon* (nur wissen wir nicht, ob der Mosaikpanzer schon ganz geschlossen war). Die weitere Fortsetzung dieser Umbildung führte zum typischen Athekenpanzer von *Dermochelys*. Das Nuchale wurde noch zarter, verlor den Zusammenhang mit den Marginalia und wurde durch Ausbildung einer sehr dicken Lederhaut in die Tiefe verlagert; die Neuralia gingen vollständig verloren, ebenso die Costalia. Die Elemente des Mosaikpanzers wurden kleiner und zahlreicher, die Marginalia undeutlich. Die Lederhaut blieb auch nach der Rückbildung der ursprünglich in ihr liegenden thecalen Panzerplatten (der Costalia und Neuralia) dick, ja nahm wahrscheinlich noch wesentlich an Dicke zu, so daß sie allein schon einen mächtigen Schutzmantel darstellt, der auf der Bauchseite von *Dermochelys* 3 cm Dicke erreicht.

Über die Ausbildung des Mosaikpanzers, der epithecalen Elemente, an der Bauchseite von *Archelon* wissen wir nichts. Wir haben aber Grund anzunehmen, daß es auch dort bei den Stammformen von *Dermochelys* zur Ausbildung einer geschlossenen Panzerschicht kam, denn die Atheke *Psephophorus* zeigt uns diesen Zustand, und die sehr starke Rückbildung des Plastrons bei *Dermochelys* dürfte durch die Ausbildung dieses ventralen Mosaiks begünstigt worden sein. *Archelon* zeigt erst den Anfang der Rückbildung des Plastrons, besitzt auch noch ein gut entwickeltes Entoplastron. Bei *Dermochelys* könnte der Mosaikpanzer der Bauchseite dann nachträglich wieder nahezu völlig rückgebildet worden sein.

Wie oben mitgeteilt, spielt *Psephophorus* in DOLLO's Hypothese (1901) über die Phylogenie von *Dermochelys* eine sehr wichtige Rolle. DOLLO, der für den Anfang der Entwicklungsreihe der Atheken eine vollständige Rückbildung des ganzen Panzers infolge des Hochsee-

lebens annahm, sieht in einem daran anschließenden littoralen Leben den Grund für die Entstehung des Mosaikpanzers, wobei er durch Analogien diesen panzerbildenden Einfluß der littoralen Lebensweise begründet. Wenn ich nun auch, wie oben dargelegt, einen vollständigen Verlust des Panzers bei den Stammformen von *Dermochelys* nicht anzunehmen vermag, sondern den Mosaikpanzer auf die bei den primitivsten Schildkröten vorhandenen epithecalen Knochenelemente zurückführe, so bin ich doch geneigt, DOLLO darin beizupflichten, daß die vollkommene Ausbildung des Mosaikpanzers, wie ihn *Psephophorus* aufweist, die Folge einer Rückkehr zum Littoral ist. Die Mosaikplättchen von *Psephophorus* erreichen bisweilen eine Dicke von nahezu 1 cm (SEELEY, 1880, p. 408), und die Ausbildung eines so festen und schweren Panzers bei einer Hochseeform scheint auch mir unverständlich, während er in der Brandungszone einen Nutzen haben könnte. Damit ist aber auch für *Dermochelys* die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß bei dieser Form das Hochseeleben durch eine littorale Periode unterbrochen wurde und während dieser Zeit der Panzer fester war, ventral geschlossen und aus dickeren Elementen bestand als jetzt (sie sind bei *Dermochelys* nur ca. 2 mm dick). Die sehr weitgehende Rückbildung des Plastrons scheint eher möglich, als ein fester, geschlossener Mosaikpanzer auch die Bauchseite des Tieres bedeckte und das Plastron dadurch nahezu ohne Bedeutung sein mußte. Ein neues Hochseeleben führte dann wieder zu einer Reduktion des Panzers, besonders an der Bauchseite, ohne daß eine Verstärkung des Plastrons eintrat. Dabei blieb bei der Rückbildung des Mosaikpanzers als Schutz die sehr dicke Lederhaut zurück, worin früher der dicke Panzer gelegen war.<sup>1)</sup>

Mit Gewißheit behaupten, daß die Ausbildung des Mosaikpanzers bei *Dermochelys* ohne ein littorales Leben seiner Stammformen unmöglich wäre, möchte ich nicht, aber ich bin mit DOLLO (und wohl auch ABEL, 1912, p. 614) geneigt, einen Einfluß dieser Lebensweise anzunehmen. Der Panzer von *Dermochelys*, besonders der Bauchseite, erscheint jetzt in Rückbildung begriffen, und dies würde durch eine neuerliche Änderung der Lebensweise in der von DOLLO angegebenen Weise noch am ersten eine befriedigende Erklärung finden.

Ich möchte noch darauf hinweisen, daß die Umbildung des Theco-

1) Es wäre interessant mehr darüber zu wissen, ob *Archelon* eine littorale oder eine Hochseeform war.

phorenpanzers zum Athekenpanzer auch funktionell insoweit verständlich erscheint, als der Panzer von *Dermochelys*, wie ich bei der Präparation meines Stückes erfuhr, recht elastisch ist und daher der Gefahr eines Bruches infolge Wellenschlages wohl weniger ausgesetzt ist als der starre Thecophorenpanzer und auch, bei seinem Aufbau aus vielen kleinen Knochenplättchen, unterstützt von einer sehr zähen Lederhaut, ein Bruch eine weniger ernste Beschädigung bedeuten wird und besser heilen dürfte als bei einer Thecophore.

### 5. Zusammenfassung.

Der beschreibende und illustrative Teil der vorstehenden Arbeit konnte eine wesentliche Ergänzung unserer Kenntnis von Form und Ausdehnung der knorpeligen Bestandteile des *Dermochelys*-Skelets liefern, denn GERVAIS (1871) hat gerade diese Teile — anscheinend weil seiner Untersuchung ein Trockenskelet zugrunde lag — nicht genau berücksichtigen können.

Es ergab sich, daß bei *Dermochelys* der Knorpel einen so hohen Anteil an der Zusammensetzung des Skelets hat, wie er weder bei Cheloniiden noch bei anderen Schildkröten auf einer entsprechenden Entwicklungsstufe angetroffen wird. Gedeutet wurde diese Tatsache als Folge des Meerlebens.

Im Halse konnten knorpelige primäre Intercentra und im Schwanze ebenfalls aus Knorpel bestehende rudimentäre untere Bogen (Chevrons) nachgewiesen werden.

An der Epipubis wurde ein großes Foramen gefunden, das vielleicht eine individuelle Abweichung darstellt.

Die Untersuchung der Hand- und Fußwurzel des erwachsenen Tieres bestätigte im Carpus das Vorhandensein eines Intermediocentrales und verschmolzener Carpalia 4 + 5 und im Tarsus die Vereinigung des Fibulares (Calcaneus) mit dem Astragaloscaphoid, sowie des Tarsale 4 mit Tarsale 5. Beim jungen Tier konnte noch eine Trennung der einzelnen Komponenten dieser Verschmelzungsprodukte nachgewiesen werden.

Besonders wichtig aber ist der Befund zweier Centralia im Carpus der jungen *Dermochelys*.

Die Entwicklungsgeschichte und vergleichende Betrachtung spricht für GEGENBAUR's Deutung von Metatarsale V.

Die lateralen Kiele des Rückenschildes wurden als Homologa der thecophoren Marginalia erkannt. Und dies bestätigt die Ansicht von HAY, daß bei den primitiven Schildkröten zwei Schichten von



Hautknochen vorhanden waren (thecale und epithecale). Der epithecale Panzer der primitiven Schildkröten war wohl nur schwach entwickelt, aus Längsreihen von Knochenknötchen bestehend, die keinen geschlossenen Panzer bildeten und, mit Ausnahme der Marginalia, nur eine untergeordnete Rolle bei der Bildung des Panzers spielten.

Die Randkiele setzen sich im primitiven Zustand bis an die Endpunkte der Costalkiele (Seitenflügel des Nuchales) fort und sind also bei *Dermochelys* zurückgebildet.

Die mediane, ventrale Längszone des Epithecapanzers (Interplastralkiel) ergab sich in ihrem hinteren Drittel als eine Doppelreihe von Hautknochen.

Beim jungen Individuum konnten auf dem Halse noch Reste eines costo-neuralen Längskielpaares nachgewiesen werden, so daß auf dem Rücken nicht, wie es seither geschah, 7, sondern 9 Längskiele als primitiver Zustand anzunehmen sind. 5 davon: der neurale, die costalen (pleuralen) und die marginalen, sind Haupt-, die 4 übrigen: die costo-neuralen und supramarginalen, sind Nebenkiele. Entsprechend sind ventral die beiden plastralen als Kiele erster Ordnung, die inframarginalen und der interplastrale als Kiele zweiter Ordnung anzusehen.

Von den dorsalen Nebenkieneln verschwindet zuerst das costo-neurale Paar, von den ventralen der Interplastralkiel.

An der Hand — und zwar in der Zone des Bindegewebes, die von Metacarpale 1 begrenzt wird — fanden sich ebenfalls Reste des dermalen Hautpanzers in Gestalt mehrerer rundlicher Hautknochen von verschiedener Größe.

Am Plastron hat sich auch beim jungen Tier, trotz Anwendung der Knochenfärbemethode mit Alizarin, keine Spur des Entoplastrons mehr nachweisen lassen.

Die auffallende Übereinstimmung im Bau des gesamten Skelets von *Dermochelys* und *Chelonia* zwingt zu der Annahme einer Verwandtschaft zwischen beiden Typen. Andererseits finden sich jedoch auch wieder zahlreiche Unterschiede, welche gegen einen allzu nahen Verwandtschaftsgrad sprechen. Die Tatsache, daß *Dermochelys* in zahlreichen Merkmalen des Skelets primitiver ist als *Chelonia*, insbesondere die Eigenart des Carpus- und Panzerbaues, weisen auf eine schon frühzeitig erfolgte Trennung beider Typen hin. Als gemeinsame Stammform für Dermochelyiden und Cheloniiden darf man eine thecophore Schildkröte mit epithecalen Panzerelementen, wahr-

scheinlich eine littorale Form, annehmen, die allem Anschein nach zuerst den Dermochelyidenzweig ins offene Meer schickte, dann auch, nachdem die epithecalen Panzer Elemente weiter reduziert waren, den Cheloniidenast nachfolgen ließ. Die zu den Protostegiden gerechnete Gattung *Archelon* aus der oberen Kreide hat mit *Dermochelys* eine kräftige Entwicklung der epithecalen Elemente des Carapax gemein. Die Platten sind aber größer, weniger zahlreich, und es ist nicht bekannt, ob sie schon zu einem ganz geschlossenen Mosaikpanzer vereinigt waren. Primitiver als *Dermochelys* ist *Archelon* in der breiteren Gestalt des Carapax, in der vollständigeren und mehr typischen Ausbildung der Marginalreihen, die sich vorn noch mit dem Nuchale verbinden, in der geringeren Reduktion des Nuchales, der Costalplatten und des Plastrons (Entoplastron vorhanden), sowie im Vorhandensein der allerdings schon sehr zarten Neuralia.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß *Dermochelys* mit *Archelon* verwandt ist; jedenfalls ist *Dermochelys* *Archelon* ähnlicher als irgendeiner anderen Schildkröte und zeigt uns *Archelon*, wie eine thecophore Schildkröte sich zu einer atheken umbilden kann.

Gießen, März 1913.

### Literaturverzeichnis.

---

(Werke, die in vorliegender Arbeit nicht besonders zitiert wurden und in NICK's (1912) Literaturverzeichnis bereits aufgeführt sind, wurden nicht mehr angegeben. Die mit einem \* bezeichneten Arbeiten lagen mir nicht vor.)

ABEL, O. (1912), Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1912.

BAUR, G. (1885), Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien, in: Zool. Anz., Jg. 8, p. 631—638.

— (1886a), Der älteste Tarsus, *ibid.*, Jg. 9, p. 104—106.

— (1886b), Die zwei Centralia im Carpus von *Sphenodon* (Hatteria) und die Wirbel von *Sphenodon* und *Gecko verticillatus* LAUR. (G. versus GRAY), *ibid.*, Jg. 9, p. 188—190.

— (1886c), Osteologische Notizen über Reptilien, *ibid.*, Jg. 9, p. 685—690.

— (1886d), Osteologische Notizen über Reptilien, Fortsetzung 2, *ibid.*, Jg. 10, p. 96—102.

— (1887a), On the morphogeny of the carapace of the Testudinata, in: Amer. Natural., Vol. 21, p. 89.

— (1887b), *Dermochelys*, *Dermatochelys* oder *Sphargis*, in: Zool. Anz., Jg. 11 (1888), p. 44—45.

— (1888), Osteologische Notizen über Reptilien, Fortsetzung 3, *ibid.*, Jg. 11, p. 417—424.

— (1889a), Neue Beiträge zur Morphologie des Carpus der Säugetiere, in: Anat. Anz., Vol. 9, 1889, p. 49—51.

— (1889b), Die systematische Stellung von *Dermochelys* BLAINV., *ibid.*, Vol. 9 (1889—1890), p. 149—153, 180—191.

— (1889c), Nachträgliche Bemerkungen über die systematische Stellung von *Dermochelys* BLAINV., in: Biol. Ctrbl., Vol. 9 (1889—1890), p. 618—619.



- BAUR, G. (1890), On the classification of the Testudinata, in: *Amer. Natural.*, Vol. 24, p. 530—536.
- (1892), Der Carpus der Schildkröten. Erwiderung von Herrn Prof. Dr. ROSENBERG, in: *Anat. Anz.*, Vol. 7, p. 206—211.
- (1896), Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten, *ibid.*, Vol. 12, p. 561—570.
- \*BELL, A., S. (1872), Trunk Turtle (Sph. = Derm. c.) Bridlington Bay, in: *Zoologist* (2), Vol. 7.
- BELLO y ESPINOZA (1871), in: *Zool. Garten*, Jg. 12, p. 351.
- VAN BEMMELEN, J. F. (1895), Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten, in: *CR. 3. Congr. internat. Zool. (Leyde)*, p. 322—335.
- VAN BENEDEN, P. J. (1883), Notes sur les ossements de *Sphargis* trouvés dans la terre à brique du pays de Waas, in: *Bull. Acad. Sc. Belg.* (3), Vol. 6, p. 665—684.
- BOJANUS, L. H. (1819), *Anatome Testudinis Europaeae*, Vilnae 1819—1821.
- BORN, G. (1876), Zum Carpus und Tarsus der Saurier, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 2, p. 1—26.
- (1880), Nachträge zum Carpus und Tarsus, *ibid.*, Vol. 6, p. 49—78.
- BOULENGER, G. A. (1888a), Remarks on a note by Dr. G. BAUR on the Pleurodiran Chelonians, in: *Ann. Mag. nat. Hist.* (6), Vol. 1, p. 346—347.
- (1889), Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles, in the British Museum, London 1889.
- (1899), Reptilia and Batrachia, in: *Zool. Rec.*, Vol. 36, p. 1—36.
- BRÜHL, C. B. (1877), *Zootomie aller Tierklassen*, Wien 1877.
- BÜTTIKOFER, *Reisebilder aus Liberia*, Vol. 1, p. 267, Vol. 2, p. 438.
- CAPELLINI, G. (1883), Il Chelonio veronese (*Protosphargis veronensis* CAP.) scoperto nel 1852, nel Cretaceo superiore presso S. Anna di Alfaedo in Valpolicella, in: *Mem. Accad. Lincei, Cl. Sc. fis., mat. nat.* (3), Vol. 18, 1884, p. 291—320.
- CASE, E. C. (1897), On the osteology and relationships of *Protostega*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 14, 1898 (1897), p. 21—58.
- (1898), *Toxochelys*, in: *Univ. geol. Surv. Kansas*, Vol. 4, *Palaeontology*, Part 1, Topeka 1898, p. 370—385.
- CLAUS, C. (1876), Beiträge zur vergl. Osteologie der Vertebraten, I. Rippen und unteres Bogensystem, in: *SB. Akad. Wiss. Wien*, Vol. 74, p. 785.
- COPE, E. D. (1871), Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North-America, in: *Trans. Amer. phil. Soc.*, Vol. 14, p. 1—253.
- (1872), A description of the genus *Protostega*, a form of extinct Testudinata, *ibid.*, Vol. 12, p. 423—433.
- (1875), Check-list of North American Batrachia and Reptilia, in: *Bull. U. S. nation. Mus. No. 1*.

- COPE, E. D. (1896), The ancestry of the Testudinata, in: Amer. Natural., Vol. 30.
- CUVIER, G. (1824), Recherches sur les ossements fossiles, Vol. 5, 2. Partie, Paris 1824.
- DOLLO, L. (1886), Première note sur les Chéloniens du Bruxellien, in: Bull. Mus. Hist. nat. Belg., Vol. 4, p. 75—96.
- (1901), Sur l'origine de la Tortue Luth (*Dermochelys coriacea*), in: Bull. Soc. Sc. méd. nat. Bruxelles, p. 1—26.
- (1903), *Eochelone brabantica*, Tortue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique (Sur l'évolution des Chéloniens marins), in: Bull. Acad. Belg. (1903), No. 8, p. 792—850.
- (1907), Nouvelle note sur les Reptiles de l'Éocène inférieur de la Belgique et des régions voisines (*Eosuchus Lerichei* et *Eosphargis gigas*), in: Bull. Soc. Belg. Géol. Paléont. Hydrol., Vol. 21, p. 81—85.
- EMERY, C. (1890), Zur Morphologie des Hand- und Fußskelets, in: Anat. Anz., Vol. 5, p. 283—294.
- \*FORD, J. (1879), The Leather Turtle (*Sph. cor.*), in: Amer. Natural., Vol. 13, p. 633—637.
- FRAAS, E. (1899), *Proganochelys Quenstedtii* BAUR (*Psammodochelys Keuperiana* QU.), in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, 1899, p. 401.
- (1902), *Thalassemys marina* E. FRAAS aus dem weißen Jura von Schnaithain nebst Bemerkungen über die Stammesgeschichte der Schildkröten, *ibid.*, 1903, p. 72—104.
- (1913), *Proterochersis*, eine Pleurodire Schildkröte aus dem Keuper, *ibid.*, 1913, p. 13—30.
- FÜRBRINGER, M. (1902), Morphologische Streitfragen, in: Morphol. Jahrb., Vol. 30.
- GEGENBAUR, C. (1864), Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere; 1. Heft, Carpus und Tarsus, Leipzig 1864.
- (1865), *dsgl.*, 2. Heft, Der Schultergürtel, Leipzig 1865.
- (1898), Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Leipzig 1898.
- \*GERARD, W. R. (1880), Leather Turtle (*Derm. cor.*), in: Amer. Natural., Vol. 14, p. 129.
- GERVAIS, P. (1872), Ostéologie du *Sphargis* Luth (*Sph. coriacea*), in: Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, Vol. 8, p. 199—228.
- GOETTE, A. (1877), Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere: Brustbein und Schultergürtel, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 14, p. 502.
- (1899), Über die Entwicklung des knöchernen Rückenschildes (*Carapax*) der Schildkröten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 66, p. 407—434.
- GRAY, J. E. (1873a), On the original form, development and cohesion of the bones of the sternum of Chelonians, with notes on the skeleton of *Sphargis*, in: Ann. Mag. nat. Hist. (4), Vol. 11, p. 161.

- GRAY, J. E. (1873b), Additional notes on the form of the bones in the sternum of very young Tortoises, and their development, *ibid.* (4), Vol. 12, p. 319—323.
- HAECKEL, E. (1895), *Systematische Phylogenie*, Vol. 3, 1895.
- HASSE, C. und W. SCHWARK (1868), Studien zur vergl. Anatomie der Wirbelsäule, in: C. HASSE, *Anat. Studien*, Vol. 1.
- HAY, O. P. (1895), On certain portions of the skeleton of *Protostega gigas*, in: *Field Columbian Mus., Zool. Ser.*, Vol. 1, p. 55—62.
- (1896), On the skeleton of *Toxochelys latiremis*, *ibid.*, Vol. 1, p. 101—106.
- (1898), On *Protostega*, the systematic position of *Dermochelys*, and the morphogeny of the Chelonian carapace and plastron, in: *Amer. Natural.*, Vol. 32, p. 929—948.
- \*— (1900), The composition of the shell of Turtles, in: *Science*, Vol. 13, p. 624.
- (1902), Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North-America, in: *U.S. geol. Survey*, Washington 1902.
- (1905), On the group of fossil Turtles known as the Amphichelydia, in: *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, Vol. 21, p. 173.
- (1908), *The fossil Turtles of North-America* (Carnegie Inst.), Washington 1908.
- (1909), Description of two species of fossil Turtles, *Toxochelys*, *Stenopora* and *Chisternon?* *interpositum*, the latter hitherto unknown, in: *Proc. U. S. nation. Mus.*, Vol. 36, p. 191—196.
- HAYCRAFT, J. B. (1892), The development of the carapace of the Chelonia, in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, Vol. 36, p. 335—342.
- HOFFMANN, C. K. (1877—1878), Beiträge zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere, in: *Niederl. Arch. Zool.*, Vol. 4, p. 112—249.
- (1879—1882), Über das Vorkommen von Halsrippen bei Schildkröten, *ibid.*, Vol. 5, p. 19—102.
- , Über das Verhältnis von Atlas und Epistropheus bei den Schildkröten, *ibid.*, Vol. 5, p. 141—150.
- (1890), Schildkröten, in: BRONN's *Klass. Ordn. Thier-Reich.*, Vol. 6, Abt. 3, 1.
- JAEKEL, O. (1902), Über *Placochelys* n. g. und ihre Bedeutung für die Stammesgeschichte der Schildkröten, in: *N. Jahrb. Min. Geol. Palaeont.*, Vol. 1, p. 127—144.
- (1906), *Placochelys placodonta* aus der Obertrias des Bakong, in: *Res. wiss. Erforschung Balatonsee*, Vol. 1, Teil 1, paläont. Anh., p. 1—91.
- (1910), Über das System der Reptilien, in: *Zool. Anz.*, Vol. 35.
- (1912), Die ersten Halswirbel, in: *Anat. Anz.*, Vol. 40.
- VAN IPEREN, JOSUA (1778), Bericht wegens eene Schild-Padde aan de Kust van Zeeland (*Sphargis cor.*), in: *Verhandl. Zeewsch. Genootsch.*, Vol. 6, 1778, p. 620—624.



- KASPER, AD. (1902), Ueber den Atlas und Epistropheus bei den Pleurodiren Schildkröten, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Vol. 14, 1903, p. 137—172.
- KNEELAND (1854), On the „odontoid process“ of the second cervical vertebra, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 4 (1851—1854), p. 84.
- LUNDVALL (1905), (Knochenfärbemethode), in: Anat. Anz., Vol. 27, p. 520.
- LYDEKKER, R. (1889), Catalogue of fossil Reptilia and Amphibia of the British Museum, Part. 3, London 1889.
- MEHNERT E. (1897), Kainogenese, in: Morphol. Arb., Vol. 7.
- MERREM, B. (1820), Versuch eines Systems der Amphibien, Marburg 1820.
- NEWMAN, H. H. (1906), The significance of scute and plate abnormalities in Chelonia. A contribution to the evolutionary history of the Chelonian carapace and plastron, in: Biol. Bull., Vol. 10, p. 69—114.
- NICK, L. (1912), Das Kopfskelet von Dermochelys coriacea L., in: Zool. Jahrb., Vol. 33, Anat., p. 1—238.
- OGUSHI, K. (1911), Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippenschildkröte (*Trionyx japonicus*), in: Morphol. Jahrb., Vol. 43.
- OWEN, R. (1849), On the development and homologies of the carapace and plastron of the Chelonian Reptiles, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 1, p. 151.
- PETERS, W., Über die Bildung des Schildkrötenskelets, in: Arch. Anat. Physiol., 1839, p. 290.
- RABL, C. (1891), Über die Entwicklung der Extremitäten und Rippen der Wirbeltiere, in: Anat. Anz., Ergänzungsband zu Vol. 6 (Jg. 1891).
- (1901), Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70.
- (1903), Über einige Probleme der Morphologie, in: Verh. anat. Ges., Heidelberg, p. 154—190.
- (1910), Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere, I. Teil, Leipzig 1910.
- RATKE, J. H. (1848), Über die Entwicklung der Schildkröten, Braunschweig 1848.
- ROSENBERG, E. (1891), Über einige Entwicklungsstadien des Handskelets von *Emys lutaria* MARILI, in: Morphol. Jahrb., Vol. 18, p. 1—34.
- SCHMIDT, W. J. (1910), Das Integument von *Voeltzkowia mira* BTGR., in: Z. wiss. Zool., Vol. 94, p. 605—720.
- (1912), Studien am Integument der Reptilien, III. Die Haut der Gerrhosauriden, in: Zool. Jahrb., Vol. 35, Anat., p. 75—104.
- SEELEY, H. G. (1880), Note on *Psephophorus polygonus* v. MEYER, a new type of Chelonian Reptile allied to the Leathery Turtle, in: Quart. Journ. geol. Soc. London, Vol. 36, p. 406—413.

- SEWERTZOFF, A. N. (1907), Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skelets der Extremitäten der niederen Tetrapoda, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, No. 1—3.
- SIEBENROCK, F. (1909), Synopsis der rezenten Schildkröten, in: Zool. Jahrb., Suppl. 10, p. 427—618.
- SMITH-WOODWARD (1887), On „Leathery Turtles“, recent and fossil, and their occurrence in British Eocene deposits, in: Proc. Geol. Assoc., Vol. 10.
- VAILLANT, L. (1880), Mémoire sur la disposition des vertèbres cervicales chez les Chéloniens, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 10, Art. 7, p. 1—106.
- (1896), Remarques sur l'appareil digestif et le mode d'alimentation de la Tortue Luth, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 123, p. 654—656.
- VERSLUYS, J. (1909), Ein großes Parasphenoid bei Dermochelys coriacea LINN., in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Anat., p. 279—294.
- (1910), Bemerkungen zum Parasphenoid von Dermochelys, in: Anat. Anz., Vol. 36, p. 487—495.
- , (1912), Das Streptostylie-Problem und die Bewegungen im Schädel bei Sauropsiden, in: Zool. Jahrb., Suppl. 15, 2. Bd.
- WAGLER, J. (1830), Natürliches System der Amphibien. München, Stuttgart und Tübingen 1830.
- WAITE, R. (1905), The osteology of the new Guinea Turtle (*Carettochelys insculpta* RAMSAY), in: Records Australian Mus., Vol. 6, 1905—1907, p. 110—118.
- WIEDERSHEIM, R. (1909), Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1909.
- WIELAND, G. R. (1896), Archelon ischyros, a new gigantic Cryptodire Testudinate from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 152 [(4), Vol. 1], p. 399—412.
- (1898), The Protostegan plastron, *ibid.*, Vol. 155 [(4), Vol. 5], p. 15—20.
- (1900a), Some observations on certain well-marked stages in the evolution of the Testudinate humerus, *ibid.* (4), Vol. 9, p. 413—425.
- (1900b), The skull, pelvis and probable relationships of the huge Turtles of the genus Archelon from the Fort Pierre Cretaceous of South Dakota, *ibid.* (4), Vol. 9, p. 237—251.
- (1902), Notes on the Cretaceous Turtles *Toxochelys* and *Archelon*, with a classification of the marine Testudinata, *ibid.* (4), Vol. 14, p. 95—108.
- (1906a), Plastron of the Protosteginae, in: Ann. CARNEGIE Mus., Vol. 4, p. 8—14.
- (1906b), The osteology of Protostega, in: Mem. CARNEGIE Mus. Pittsburgh, Vol. 2, p. 279—304.
- (1909), Revision of the Protostegidae, in: Amer. Journ. Sc. (4), Vol. 17, p. 101—130.

- ZITTEL, K. A. (1876), Bemerkungen über die Schildkröten des lithographischen Schiefers in Bayern, in: Palaeontographica, Vol. 24, 1876—1877.
- (1887—1890), Handbuch der Palaeontologie, Abt. 1, Palaeozoologie, 3. Vertebrata, München und Leipzig 1887—1890.

### Erklärung der Abbildungen.

- acet* Acetabulum  
*at* Atlas  
*astr* Astragaloscaphoid (Tritibiale)  
*B* oberer Bogen  
*c* Centrale  
*cap. f* Caput femoris  
*cap. h* Caput humeri  
*c. ect* Canalis ectepicondyloideus  
*con. f* Condylus fibularis  
*con. nu* Condylus des Nuchales  
*con. ra* Condylus radialis  
*con. t* Condylus tibialis  
*con. ul* Condylus ulnaris  
*cor* Coracoideum  
*corp. pu* Corpus pubis  
*cr. l* Crista lateralis  
*cr. med. vent* Crista mediana ventralis  
*d. epst* Dens epistrophei  
*ep* Epiplastron  
*epipu* Epipubis  
*ep. ra* Epicondylus radialis  
*epst* Epistropheus  
*fi* Fibulare  
*for. int. d* Foramen intervertebrale dorsale  
*for. int. l* Foramen intervertebrale laterale  
*for. obt* Foramen obturatorium  
*for. s* Foramen sacrale  
*fov. art. a* Fovea articularis antrosum  
*g* Gelenkfacette für den Höcker des Nuchales  
*hy* Hyoplastron  
*hyp* Hypoplastron



- I* Intervertebralscheiben  
*i* Indermedium  
*il* Ilium  
*isch* Ischium  
*K* Knorpelzapfen des Dens epistrophei  
*Kst* Knorpelstreif vom Dornfortsatz des ersten Rumpfwirbels zum Gelenkhöcker der Nackenplatte  
*lig. tr* Ligamentum transversum  
*M. I—V* Metacarpale I—V  
*m* Marginale  
*Nu* Nuchale  
*p* Pisiforme  
*pr. art. a* Processus articularis anterior  
*pr. art. p* Processus articularis posterior  
*pr. art. p. at* Processus articularis posterior atlantis  
*pr. hy. isch* Processus hypoiischadicus  
*pr. l* Processus lateralis  
*pr. m* Processus medialis  
*pr. int* Primäres Intercentrum  
*procor* Procoracoideum  
*pr. sp* Processus spinosus  
*pr. tr* Processus transversalis  
*pu* Pubicum  
*r* Radiale  
*ra* Radius  
*S* Schlußstück des Atlas  
*sca* Scapula  
*Sr* Sacralrippe  
*suprsc* Suprascapulare  
*supcor* Supracoracoideum  
*sup.-procor* Supra-procoracoideum  
*Swr* Schwanzrippe  
*t* Tibiale  
*ti* Tibia  
*tr. ma* Trochanter major  
*tr. mi* Trochanter minor  
*u* Ulnare  
*u. B* unterer Bogen  
*ul* Ulna  
*xi* Xiphiplastron

Alle Abbildungen beziehen sich auf *Dermochelys coriacea*.

#### Tafel 30.

Fig. 1. Rumpfwirbelsäule mit Rippen; Nuchale und Rückenpanzer. 1:6.

Fig. 2. Kombinationsbild des Plastrons (von der Innenseite betrachtet) und der außen, ganz oberflächlich gelegenen Verknöcherungen (rot)

der fünf ventralen Längskiele. Mittelkiel eine Doppelreihe von Verknöcherungen. 1:6.

Fig. 2a—c. Einzelne Knochenelemente von den Längskielen der Bauchseite, 2a' ihre Befestigung im Bindegewebe (in Fig. 2 mit *a*, *b*, *c* bezeichnet). 1:1.

## Tafel 31.

- Fig. 3. Halswirbelsäule, Seitenansicht. 1:2.  
 Fig. 4. Halswirbelsäule, Dorsalansicht. 1:2.  
 Fig. 5. Halswirbelsäule, Ventralansicht. 1:2.  
 Fig. 6. Schwanzwirbelsäule, Seitenansicht. 2:3.  
 Fig. 7. Schwanzwirbelsäule, Ventralansicht. 2:3.

## Tafel 32.

- Fig. 8. Atlas von vorn gesehen. 1:2.  
 Fig. 9. Epistropheus von oben gesehen. 1:2.  
 Fig. 10. Beckenwirbel und deren Verbindung durch die Sacralrippen mit den distalen Enden der Ilia. 1:2.  
 Fig. 11. Linke Hälfte des Schultergürtels von oben und hinten gesehen. 1:4.  
 Fig. 12. Linker Humerus von der Dorsalfläche gesehen. 1:4.  
 Fig. 13. Linker Humerus von der radialen Seite gesehen. 1:4.  
 Fig. 14. Linker Humerus, ventrale Ansicht. 1:4.  
 Fig. 15. Linker Humerus, ulnare Seitenansicht. 1:4.  
 Fig. 16. Ulna und Radius der linken Extremität von der Dorsalseite gesehen und ihre Articulationsweise an dem Humerus. Die Vorderansicht des Humerus erscheint in der Breite nach dem spitzen, radialen Ende zu verkürzt. 1:4.  
 Fig. 17. Linke Vorderextremität von der Dorsalfläche. 1:4.  
 Fig. 18. Junges Tier; Unterarm und Handabschnitt der linken Vorderextremität von der Dorsalfläche. Beachtenswert ist die Trennung von Carpale 4 und 5, besonders aber die Grenze zwischen Intermedium und Centrale, aus deren Verlauf hervorgeht, daß der Centralknorpel von *Dermochelys* aus den Anlagen zweier Centralia entstanden sein muß. Fingerstellung primitiv. 11:4.

## Tafel 33.

- Fig. 19. Becken von der Ventralseite. 1:4.  
 Fig. 20. Becken von der Dorsalseite. Ilia und Processus laterales (*pr.*) erscheinen etwas verkürzt. 1:4.  
 Fig. 21. Beckengürtel und Beckenwirbel von der Seite. 1:4.

Fig. 22. Linkes Femur von der Vorder- und Außenfläche. 1 : 4.

Fig. 23. Linkes Femur von der Innenfläche. 1 : 4.

Fig. 24. Tibia und Fibula der linken Hinterextremität. Dorsalansicht. 1 : 4.

Fig. 25. Unterarm und Fuß der linken Hinterextremität von der Dorsalseite. 1 : 4.

Fig. 26. Junges Tier; Fußteil der linken Hinterextremität. Fibulare noch selbständig. Metatarsale V besitzt noch die typische metatarsale Form. Zehenstellung primitiv. 3 : 1.

---



*Nachdruck verboten.  
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

# Die Augen der Arachnoideen.

I.

Von

**Ludwig Scheuring.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

**Mit Tafel 34—39 und 15 Abbildungen im Text.**

## Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Augen der Scorpioniden . . . . .	553
II. Augen der Pedipalpen . . . . .	589
III. Augen der Solifugen . . . . .	609
IV. Augen der Pseudoscorpioniden . . . . .	625

## I. Die Augen der Scorpioniden.

(Taf. 34 u. 35 und 8 Textfig.)

Mit einer Revision unserer Kenntnis der Augen der Arachniden beschäftigt, hatte ich ursprünglich mehr die Absicht, die noch in bezug auf den Bau ihrer Augen nicht oder nur oberflächlich und unzulänglich bekannten Gruppen einer genauen Untersuchung zu unterwerfen als eine Nachprüfung der schon so oft bearbeiteten Augen der Scorpioniden vorzunehmen. Daß ich dies jetzt doch tue, hat seinen Grund darin, daß ich bei der Durchsicht der einschläglichen Literatur auf einige strittige und zwar sehr wesentliche Fragen kam, die mir eine exakte histologische und physiologische Untersuchung als lohnend erscheinen ließen.

Der histologische Bau der Augen der Scorpioniden war schon oft Gegenstand mehr oder weniger eingehender Untersuchungen. GRABER (1879), GRENACHER (1880), RAY LANKESTER u. BOURNE (1883), PATTEN (1886), MARK (1887), PARKER (1887), HESSE (1901) und POLICE (1908) beschäftigten sich mit diesem Thema. Vergleicht man aber die letzte Arbeit mit allen anderen, so fällt sofort der Gegensatz der Resultate, zu denen POLICE gelangt, mit den Ansichten aller übrigen Forscher auf.

Ich kann es an dieser Stelle unterlassen, eine genauere Schilderung und Kritik der Ansichten aller genannten Autoren zu geben, da ich bei Beschreibung der einzelnen Teile des Auges doch noch den einen oder anderen zu zitieren habe, und dann auch, weil man bei POLICE einen genauen historischen Rückblick findet.

In physiologischer Beziehung machte ich Studien über die Pigmentwanderung. Außerdem versuchte ich an der Hand von Messungen Beziehungen zwischen den Sehfeldern der verschiedenen Augen festzustellen, und schließlich wurden auch der Verlauf der Nerven und ihre Einstrahlung ins Gehirn von diesem Gesichtspunkt aus betrachtet.

Zu diesen Untersuchungen diente mir vornehmlich *Euscorpins carpathicus* L., den ich lebend hielt, um an ihm Versuche über Pigmentwanderung anzustellen. Ich fixierte zur histologischen Untersuchung auf verschiedene Weise. Heißer absoluter Alkohol erwies sich für das Pigment vorzüglich, hatte jedoch den Nachteil, das Plasma der Retinazellen zu grobkörnig gerinnen zu lassen und es zum Teil zu zerreißen. Pikrinsalpetersäure gibt gute Übersichtsbilder. Für die histologischen Feinheiten am geeignetsten erwies sich neben den verschiedenen Sublimatgemischen ein Gemisch von 48% Alkohol abs., 48% Formol und 4% Eisessig. Dieses wurde sowohl kalt als lauwarm angewandt und fixierte durchweg vorzüglich. Es hat außerdem die angenehme Eigenschaft, das Chitin etwas quellen zu lassen und zu erweichen, so daß es bei dieser Art der Fixation nicht allzu schwer war, ununterbrochene Serien von 5—10  $\mu$  dicken Schnitten durch die Frontal- und Lateralaugen mit Linse zu erhalten, was bei Anwendung jeder anderen Methode beim erwachsenen Tier kaum zu erreichen ist. Dann und wann ergaben auch Tiere, die in gewöhnlichem 70—80%igen Alkohol konserviert waren, sehr brauchbare histologische Bilder.

Weiter stand mir Spiritusmaterial zur Verfügung, das sich teils in der Sammlung des Gießener Zoologischen Instituts befand, teils

mir von Herrn Prof. Dr. KRAEPELIN, Direktor des naturhistorischen Museums zu Hamburg, in liebenswürdigster Weise überlassen wurde. Besonderen Dank schulde ich Herrn Prof. Dr. KRAEPELIN für eine Anzahl verschiedener Arten ganz junger, frisch geschlüpfter Scorpione, deren Erhaltungszustand durchweg ausgezeichnet war, obwohl sie nur in „hochprozentigem“ Alkohol fixiert waren.

Von ausgewachsenen Tieren untersuchte ich *Buthus afer*<sup>1)</sup> und *B. quinquestriatus* (H. E.), *Scorpio rosellii* (Poc.), *Heterometrus longimanus* (HBST.), *Isometrus maculatus* (DE GEER), *Hormarus australiasiae* (FABRE) und *Centrurus margaritatus* (GERV.); von jungen Tieren standen mir zur Verfügung *Buthus quinquestriatus* (H. E.), *Hormarus australiasiae* (FABR.), *Centrurus margaritatus* (GERV.) und *Isometrus maculatus* (DE GEER).

Bei jungen Tieren und bei in Formol-Alkohol-Eisessig fixierten älteren gelingt es bei Einbettung in Celloidin-Paraffin fast immer, ganze Schnittserien von 5–10  $\mu$  zu erhalten. Bei anderen Fixationsmethoden wird dies jedoch durch die dicke Cuticula des erwachsenen Tieres unmöglich gemacht und erfordert besondere Behandlung. Die von HESSE empfohlene Methode, vor oder nach dem Einbetten in Paraffin die Cuticula abzusprengen, ist für die Frontalaugen gut anwendbar, nicht aber für die Seitenaugen, die in den allermeisten Fällen ganz mitgerissen oder doch wenigstens stark zerrissen werden. Besonders ist dies der Fall bei kleineren oder mittelgroßen Arten, wohingegen bei *Scorpio rosellii* (Poc.) und *Buthus afer* auch die Seitenaugen immer gut erhalten bleiben und sogar einzeln herausgeschnitten werden können. Aber auch wenn das Absprengen glückt, so ist das Stück noch nicht chitinfrei, da das starke Thoracalskelet sich ventral tief in den Körper einsenkt. Diese Teile lassen sich aber nicht oder doch nur unvollkommen heraussprengen.

Versuche, die ich sowohl an Spinnen als auch an Scorpionen anstellte, um das Chitin geschmeidiger und zum Schneiden geeigneter zu machen, schlugen entweder ganz fehl, oder sie hatten den Nachteil, auch auf das Gewebe lösend und macerierend einzuwirken. So ergab z. B. der Gebrauch von Eau de Javelle sowohl bei den eben fixierten als auch bei den schon in Paraffin eingebetteten Objekten durchaus ungünstige Resultate. Weiter erwies sich Seifen-

---

1) Da *Buthus afer* ein Synonym sowohl für *Pandinus imperator* (C. L. KOCH) als auch für *Heterometrus swammerdami* (E. SIM.) ist, so kann ich nicht angeben, welche von beiden Arten vorlag.



spiritus, wie ihn BEDAU<sup>1)</sup> bei Wasserwanzen anwandte, als ungeeignet. Die besten Resultate ergab die Methode, beim Einbetten in Paraffin als Zwischenmedium statt Chloroform Tetrachlorkohlenstoff zu benutzen.

Zur Entpigmentierung der Augenschnitte verwandte ich durchweg Salpetersäure in verschiedener Konzentration. Gewöhnlich ist das Pigment selbst gegen konzentrierte Säure sehr resistent, und es bedarf bis zu seiner völligen Lösung öfters einer langen Einwirkung.

Gefärbt wurden die Schnitte entweder in Hämatoxylin nach BÜHMER (HANSEN) oder in Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Als Plasmafarben dienten Pikrofuchsin, Pikrinwasserblau, Pikrinsäure-Eosin und Orange G.

Macerationspräparate benutzte ich nur, um besondere Fragen zu entscheiden. Da wo es erforderlich war, wandte ich mit Erfolg die bekannte GRENACHER'sche Macerationsflüssigkeit an und färbte mit Pikrinwasserblau oder Thionin.

**Topographie der einzelnen Augen.** Die Scorpioniden besitzen 6—12 Augen, die in verschiedener Anordnung auf dem Cephalothorax verteilt sind. Immer sitzt ein Paar sogenannter Frontal-, Mittel- oder Hauptaugen nahe der Medianlinie, oft auf einem erhöhten Augenhügel (Textfig. G). Die Seiten-, Lateral- oder Nebenaugen liegen nahe dem äußeren Vorderrand. Man kann sie je nach ihrer Größe in Haupt- und Nebenseitenaugen (LEUNIS-LUDWIG, KRAEPELIN) einteilen, principal and accessory eyes (PARKER). Sie sind in ihrer Zahl so schwankend, daß sie nicht einmal bei demselben Genus konstant bleiben; so hat z. B. *Buthus quinquestriatus* (H. E.) 3 Haupt- und 2 Nebenseitenaugen, während *Buthus hottentottus* (F.) nur 3 Hauptseitenaugen besitzt. (Siehe auch LEUNIS-LUDWIG, 1886, Vol. 2, p. 572 u. 573.)

Auf die Sehrichtung der verschiedenen Augen werde ich noch in einem besonderen Abschnitt einzugehen haben.

### Frontalaugen.

Die Anschauungen, die die bisherigen Untersucher über den Bau der Mittelaugen der Scorpioniden sich bildeten, scheiden sich

1) BEDAU, K., 1911, Das Facettenauge der Wasserwanzen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 97, p. 417—456.

in 3 Gruppen. GRABER, GRENACHER und RAY LANKESTER u. BOURNE finden 2 Schichten, nach PARKER, PATTEN, LAURIE und BRAUER ist dieses Auge triplastisch, und POLICE endlich glaubt 4 Lagen annehmen zu müssen. Alle Forscher vor POLICE beschreiben einen Dimorphismus zwischen den Frontal- und Seitenaugen. Während jene Augen mehrschichtig sind, sollen diese nur einschichtig sein. Entwicklungsgeschichtlich erklärt sich dieser Unterschied daraus, daß die einen durch eine Inversion, die anderen durch eine einfache Einsenkung aus der Hypodermis entstanden sind.

Nach den Resultaten von POLICE sind aber sowohl Frontal- als auch Seitenaugen durch Einfaltung aus der Hypodermis hervorgegangen und beide ursprünglich vierschichtig. Wie er zu dieser Annahme kommt und wie weit sie nach meinen Untersuchungen zu Recht bestehen kann, werde ich im Verlauf meiner Arbeit zu zeigen haben.

Die von den anderen genannten Forschern gefundenen drei Lagen sind: Glaskörper, Retina, Postretina.

Über diesen liegt als kontinuierliche Fortsetzung der Cuticula eine bikonvexe Linse, deren Struktur von PARKER und POLICE eingehend beschrieben wurde. Ich habe dem Befund der beiden nichts hinzuzufügen.

Die Linse stellt eine bikonvexe Verdickung der Cuticula dar, die die drei Chitinschichten derselben gut erkennen läßt. Der weitaus größte Teil, besonders die stärker konvexe innere Partie, wird von der untersten stark färbbaren Lamelle gebildet (Fig. 1, Taf. 34).

### Glaskörper.

Schon GRABER gibt eine gute Beschreibung des Glaskörpers von *Buthus*. Vervollständigt wurde diese von PARKER (p. 182). Der Glaskörper besteht aus cylindrischen Hypodermiszellen, die zu gleicher Zeit die Matrix für die Linse sind. Ihr Plasma ist hell durchsichtig und stark reduziert (GRABER). Seitlich in der Nähe ihres Übergangs in die gewöhnliche Hypodermis tragen die Glaskörperzellen viel Pigment und bilden einen dunklen Gürtel um die Linse, die „Iris“ GRABER's.

Über die Bildung des Glaskörpers spricht sich PARKER folgendermaßen aus. Die Glaskörperzellen entwickeln sich direkt aus den ursprünglich indifferenten Hypodermiszellen. An den Stellen über dem schon eingestülpten pigmentierten Augenbecher werden die Zellen länger und kegelförmig. Nach POLICE liegen in der Bildungs-

zone des Glaskörpers flache Kerne übereinander. Diese fangen zuerst in der Mitte an rundlicher zu werden und ein einfaches Lager zu bilden.

Zwischen Glaskörper und Retina zieht sich eine dünne Membran hin, die sogenannte „präretinale Membran“ (Fig. 1—3 *Pr. M.*). Entdeckt wurde diese präretinale Zwischenlamelle von GRENACHER (p. 64—67). GRABER (p. 63 u. 64) hat schon ganz richtig beobachtet, daß sie sowohl mit der Basalmembran der Hypodermis als auch mit der als „Sclera“ angesehenen „postretinalen Membran“ in kontinuierlicher Verbindung steht (Fig. 3 *Pr. M.*). Er spricht sie deshalb, da er keine Zellkerne darin findet, als Cuticulargebilde an, während GRENACHER, der einige Kerne in ihr beobachtete, ihr celluläre Natur zuschreibt. SCHIMKEWITSCH (p. 8, 9, 11, 12) gelangt zu derselben Ansicht, während RAY LANKESTER u. BOURNE (p. 189) mehr mit GRABER übereinstimmen. MARK (p. 71) hält die „basement membrane“ für chitinös.

Die wahren Verhältnisse wurden jedoch erst von PARKER (p. 185) angedeutet und von POLICE (p. 32—34) klargestellt. Ersterer beschrieb die beiden die „präretinale Membran“ in der Hauptsache zusammensetzenden Lagen als die Basalmembran des Glaskörpers, die Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis, und als Frontalmembran der Retinazellen. Die eingestreuten Zellkerne, die sich besonders bei jungen Tieren finden, sind nach ihm mesodermaler Herkunft und aus dem umliegenden Bindegewebe eingewandert (Fig. 1 *M. K.*).

POLICE präzisiert PARKER's Angaben insofern, als er deutlich 2 Lagen Mesodermkerne beschreibt, einen Zug, der der Hypodermis resp. dem Glaskörper anliegt, und einen, der sich an die „postretinale Membran“ anschmiegt und seine Fortsetzung zwischen die präretinalen Lamellen schiebt.

Ich kann mich der Beschreibung POLICE's anschließen. In den allermeisten Fällen ist es unmöglich, wenigstens beim erwachsenen Tiere, die beiden mesodermalen Lagen zu trennen. Vielmehr liegen dann beide Lamellen fest aneinander und schließen die sehr flach gewordenen Mesodermkerne beiderseits ein. Doch kommt es ab und zu, besonders bei einer weniger guten Fixierung, vor, daß beide Lagen voneinander gerissen sind; dann lassen sie deutlich die zwei Reihen Kerne erkennen (Fig. 2, Taf. 34).

An der Seite, wo die verschiedenen Lamellen ineinander übergehen, schließen sie sich auf und bilden eine lockere fibrilläre Füllmasse, die die Nische ausfüllt (Fig. 3).



## Bau der Retina.

Über den Bau der Retina gehen die Ansichten der Forscher weit auseinander.

Während nämlich GRENACHER (79, p. 40, 80, 422—425) und LANKESTER u. BOURNE (p. 189) die Retina als einschichtig ansehen und PATTEN (p. 672), PARKER (p. 187—192) und HESSE (p. 442) in dem auf den Glaskörper folgenden Teil 2 Schichten beschreiben, findet POLICE (p. 10—31) deren 3. Er konstatiert außer dem Lager der eigentlichen Retinazellen und der postretinalen Zellenlage noch zwischen diesen beiden eine Schicht runder Zellen, die die Phaosphären tragen (sein „strato faosferico“).

Betrachtet man einen Schnitt durch die Retina eines Medianauges, so kann man wohl 3 Arten von Kernen unterscheiden (Fig. 1 u. 2). Die eine Art liegt in einer Reihe am proximalen Ende der Rhabdome (*Pg. Z. K.*), eine zweite Lage etwas tiefer (*R. Z. K.*) und eine dritte ganz an der Wand oder in der Nähe der postretinalen Membran (*P. R. K.*). Auch bezüglich ihrer Affinität gegen Eisenhämatoxylin und gegen Hämatoxylin nach BÖHMER unterscheiden sie sich voneinander. Am stärksten tingieren sich die proximalen Kerne, am schwächsten die in der mittleren Schicht gelegenen. Letztere sind mehr oder weniger rund, während die beiden anderen Kernarten eine mehr elliptische, flache Form haben, mit dem Unterschiede, daß die vordersten senkrecht, die untersten fast parallel zur Wand des Augenbeckers liegen (Fig. 1).

Diese drei Zellkernlagen waren schon LANKESTER u. BOURNE bekannt und gehören zweifelsohne verschiedenen Zellen an. LANKESTER u. BOURNE (p. 188) sprechen von „pigmented cells, nerve-end-cells and mesodermic cells“. Sie sind der Ansicht, daß sowohl die Pigmentzellen als die Zellen, die der postretinalen Membran anliegen, aus dem umgebenden Bindegewebe eingewandert seien.

PARKER und HESSE sehen in ihnen Pigment-, Retina- und postretinale Zellen. POLICE dagegen unterscheidet Retina-, Phaosphären- und postretinale Zellen. Er leugnet also die Existenz von Pigmentzellen, die er als Retinazellen ansieht. Die Kerne der Retinazellen der anderen Forscher müssen nach ihm einer anderen Zellengattung angehören — Phaosphärenzellen.

Es wird sich also zunächst um die Frage handeln: Sind die Phaosphären (deren physiologischer Wert vor der Hand nicht

diskutiert werden soll) in ein eigenes Zellenlager eingebettet oder nicht?

Unter Phaosphären versteht man stark lichtbrechende Gebilde, die GRABER zuerst in den Augen von Scorpioniden fand und die sowohl ihm als allen ihm folgenden Forschern Gelegenheit gaben, hypothetische Betrachtungen über ihre Herkunft und ihren Wert anzustellen.

POLICE wird zur Annahme einer vierten Schicht im Mittelauge der Scorpioniden zuerst durch die große Anzahl von Kernen verleitet, die er in den Augen junger Scorpione findet (p. 14): „Il primo fatto che mi colpì nell'osservare delle sezioni di occhi mediani nei vari stadii di sviluppo (fig. 2, 4, 5, 7) fu l'abbondanza di nuclei nella parte profonda dell'occhio.“

Die Zahl der Kerne übertraf die der Rhabdome, und außerdem lagen sie nicht in direkter Fortsetzung der percipierenden Elemente. „Ora osservando che la posizione di questi nuclei non sempre è in corrispondenza diretta coi rhabdomeri...“ Wohl findet er aber proximal von den Rhabdomen Kerne. Er schließt also weiter, da die Retinazellen nicht kernlos sein können, da aber auch kein Zusammenhang zwischen den runden Kernen und den rhabdomtragenden Zellen festgestellt werden kann, so müssen die Kerne, die direkt bei den Rhabdomen liegen und die bis jetzt den Pigmentzellen zugesprochen wurden, den eigentlichen Retinazellen angehören, während die Existenz von Pigmentzellen damit fällt. Die runden Kerne, die bis jetzt als Retinakerne angesehen wurden, liegen nach ihm in mehr oder weniger runden Zellen, die die Phaosphären tragen und das „strato faosferico“ bilden.

Das Vorhandensein einer eigenen Phaosphärensicht legt die Annahme nahe, daß es sich um eine für den Sehakt wichtige Einrichtung handle. Diese Ansicht muß aber sofort auf Widerspruch stoßen, da Phaosphären von genau demselben Verhalten sich sowohl in dem Bindegewebe des Thorax als auch in der Leber der Scorpioniden finden. Einige Versuche, die ich in bezug auf das Verhalten der Phaosphären gegen Farbstoffe (Eisenhämatoxylin, Hämatoxylin nach BÖHMER, Eosin, Orange G, Pikrinsäure, Wasserblau, Fuchsin, Karmin und Thionin) machte, ergaben in bezug auf ihre Färbbarkeit gar keinen Unterschied zwischen den Leberphaosphären und denen der Augen.

Man wird sich fragen: wozu existiert für Gebilde, die durchaus nicht nur dem Auge eigentümlich sind und die für den Sehakt

sicher keine Bedeutung haben, im Auge ein eigenes Zellenlager? Wie sollten die stark lichtbrechenden Kugeln auch das Sehen begünstigen? Die Annahme, eine geschlossene Schicht dieser stark refraktierenden Gebilde könne als Tapetum wirken, muß ich ablehnen, da erstens, wie wir noch sehen werden, das Pigment die Rolle eines lichtreflektierenden Schirmes übernimmt und weil zweitens das Vorhandensein und die Lage der Phaosphären nicht so regelmäßig ist, um als Tapetum zu wirken.

Das Vorkommen der Phaosphären ist nämlich durchaus nicht konstant. Bald fand ich sie bei ein und derselben Art in Menge, bald überhaupt nicht. Alle vorhergehenden Untersucher beschreiben sie als hinter den Rhabdomen gelegen, der eine vor, der andere hinter den Kernen der Retinazellen. Nun fand ich sie aber auch in verschiedener Größe und Anzahl, sowohl vor als zwischen oder hinter den Rhabdomeren (Fig. 7). Diese Tatsache erschwert einerseits die Deutung ihrer Funktion wesentlich, andererseits gestattet sie aber, die Annahme auszuschließen, daß diesen Gebilden eine für den Sehakt spezifische Funktion zukommt.

Sowohl theoretische Erwägungen als auch die schon angeführten Tatsachen sprechen also dagegen, daß die Phaosphären einer ihnen eigenen Matrix angehören. Wenn dies nämlich der Fall wäre, so müßte man erwarten, daß diese Schicht immer Phaosphären enthielte, was aber, wie wir bereits gesehen haben, nicht der Fall ist. Ferner könnten Phaosphären nur innerhalb ihrer Bildungszellen liegen, also nur hinter den Rhabdomen, auch dies widerspricht den Tatsachen.

Aber auch an einem direkten Beweis dafür, daß die Annahme einer eigenen Phaosphärenschicht irrig ist, fehlt es nicht. Günstige Präparate haben mir deutlich gezeigt (Fig. 1, 2, 5 u. 7), daß die rhabdomtragenden Zellen bis zur postretinalen Schicht reichen und in ihrem Innern Phaosphären in wechselnder Zahl und verschiedener Größe bergen. Dies ist auch an Macerationspräparaten deutlich festzustellen (Textfig. A).

Die Beobachtung POLICE's, es seien mehr runde (Phaosphärenzell-)Kerne als Rhabdome vorhanden, scheint mir durchaus nicht den Tatsachen zu entsprechen. Zählungen, die ich an verschiedenen Präparaten von *Euscorpis carpathicus* vornahm, ergaben zwischen den mittleren (runden) Kernen und den Rhabdomen das Verhältnis 16:35. Also kommen auf ein Rhabdom 2 Kerne. Nun besteht aber bekanntlich (LANKESTER u. BOURNE, PARKER, HESSE, POLICE) ein Rhabdom in den Mittelaugen der Scorpioniden aus 5 Rhabdomeren,



die um eine Achse gruppiert sind. Man kann also rechnen, daß man bei jedem Schnitt 2 Rhabdomere und so auch 2 Retinazellen anschneidet, was durch die gefundene Verhältniszahl gut zum Ausdruck kommt. Stellt man aber das Verhältnis zwischen den Rhabdomeren und den direkt unter ihnen liegenden Kernen (von POLICE als Retinazell-, von den anderen als Pigmentzellkerne angesprochen) auf, so kommt deren Anzahl der der Rhabdome gleich, ja letztere übersteigen diese noch, was aber nach der soeben angestellten Überlegung nicht der Fall sein darf.

Ich kann also POLICE's Ansicht nicht teilen. Dagegen stimmen meine Resultate mit denen von PARKER und HESSE bis auf einen wesentlichen Punkt gut überein.

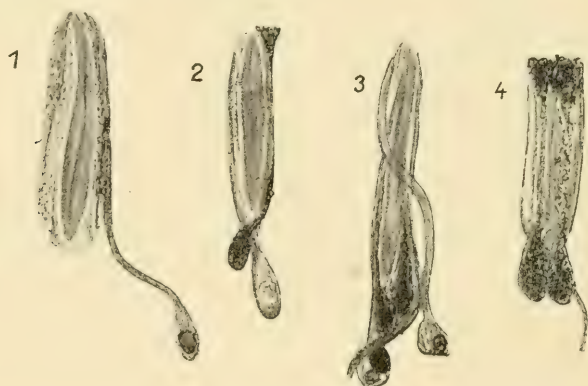


Fig. A.

Macerationspräparate von den Hauptaugen von *Scorpio roselli* unpigmentiert, mit Pikrin-Wasserblau gefärbt und in Wasser (mit Wasserimmersion X, LEITZ) untersucht.

Der weitaus größte Teil des halbkugligen Augenbeckers wird von den Retinazellen ausgefüllt, die sich zu 5strahligen Retinulae gruppieren.

LANKESTER u. BOURNE beschreiben p. 183 die „nerve-end-cells“ folgendermaßen: „The nerve-end-cells... are much larger than the neighbouring indifferent cells. They are elongated... The nucleus is placed near the capsular or filamentary extremity (that which is connected with the nerve filament) of the nerve-end-cell, and is of large relative size, spherical and with well marked nucleolus... A very important feature in the structure of the nerve-end-cells is the existence of a special rode-like cuticular thickening on the side of each cell. The thickening is highly re-

fringent, and very possibly it is of a chitinous nature, though we are unable to offer any evidence as to its chemical nature.“

PARKER, p. 190 (tab. 2 fig. 5): „The retinal cells are elongated and rounded at their outer ends; they terminate in nerve fibres. From the rounded external end the calibre is uniform till the region of the rhabdomeres is reached. Here the cells increase in diameter, and then continue for some distance uniform in size. Finally, each cell, enlarging slightly at its deep end, rapidly tapers into a nerve fibre.“

HESSE geht auf die Gestalt der Retinazellen nicht ein.

POLICE gibt von seinen Retinazellen eine Beschreibung, die mit der PARKER's von den Pigmentzellen sehr große Ähnlichkeit hat und auf die ich deshalb nicht einzugehen brauche.

Nach Schnitten und nach gelungenen Macerationspräparaten möchte ich an jeder einzelnen Retinazelle 4 Abschnitte unterscheiden

1. einen distalen, prä-rhabdomeren Teil, dessen Plasma fein strukturiert ist;

2. einen rhabdomtragenden, auf dessen einer Seite sich das Rhabdom befindet. Das Plasma dieses Abschnitts zeichnet sich durch seine Dichte aus;

3. einen dünneren fibrillären Teil (Verbindungsteil);

4. den kerntragenden Abschnitt mit grobkörnigem Plasma.

Der dritte Abschnitt, der längsgestreiftes Plasma aufweist, verdankt seine Struktur dem Umstand, daß Fibrillen vorhanden sind, auf denen, wie ich zu zeigen versuchen will, das Pigment wandert. Eine ähnliche Streifung beobachtete MERTON in den Retinazellen der Cephalopoden. Bei Scorpioniden sieht man häufig auf den Längslinien perlschnurartig die Pigmentkörner hintereinander liegen.

POLICE beschreibt p. 22 ebenfalls eine feine Längsfibrillierung auf den Rhabdomen und vor denselben. Auch er hält sie für Pigmentbahnen. Doch konnte ich in dem prä-acillären Teil keine Andeutungen derselben erkennen.

Die einzelnen Retinazellen sind ungleich lang. Denn da sie an ihrem proximalen Ende am dicksten sind, müssen die vierten Abschnitte sich übereinanderschieben. Mit dem mehr oder weniger langen, ziemlich dünnen fibrillären Verbindungsteil (Textfig. A) drängen sie sich aneinander vorbei, auch müssen sie den Nervenbündeln Raum geben, die in dieser Höhe das Auge durchziehen und sich aufspalten. Dies macht es verständlich, daß POLICE, der ja meist nichtentpigmentierte Schnitte untersuchte, die relativ dünne

Verbindung zwischen dem stäbchentragenden und dem unteren dicken Teil übersah und letzteren als selbständig beschrieb. Um so mehr mußte er in dieser Ansicht bestärkt werden, als es auch bei Macerationspräparaten gerade an dieser Stelle sehr leicht zu Zerreißen kommt (Textfig. A).

p. 24 erwähnt POLICE, daß sein „strato faosferico“ in der Jugend  $\frac{3}{4}$  des Auges, im Alter dagegen nur noch  $\frac{1}{4}$  desselben ausmache und daß man auf einem Schnitt durch ein junges Tier viel mehr Kerne antreffe als bei einem alten. Dies glaube ich folgendermaßen erklären zu können. Bei einem Auge, das wie das Frontalauge der Scorpioniden durch Inversion entstanden ist, ist die Menge der es zusammensetzenden Zellen von vornherein fixiert. Denn es ist nach dem Verhalten der Postretina, die das Auge völlig einschließt, nicht gut denkbar, wie nach der Einstülpung noch neue Zellen in den Augenbecher gelangen sollten. Das Auge kann nur dadurch wachsen, daß seine Elemente sich vergrößern. Hierbei rücken die einzelnen Zellen durch das Dickerwerden ihrer rhabdomtragenden Teile weiter auseinander. Es vergrößert sich dabei auch der Raum proximal von der Rhabdomschicht. Und die Kerne, die hier liegen, finden in dem vergrößerten Raum nebeneinander Platz, während sie vorher sich übereinander schichten mußten.

Die Retinazellen gruppieren sich, wie schon erwähnt, zu 5 um eine Achse (Fig. 4).

An der gegenseitigen Berührungsfläche befinden sich die Rhabdomere. GRABER beschreibt p. 71 u. 85 zum erstenmal retinula-artige Gebilde bei *Buthus* und *Euscorpius* (*Scorpio*) *europaeus*. Was ich über den Bau der Rhabdomere noch nach RAY LANKESTER u. BOURNE, PARKER, PATTEN, HESSE und POLICE zu bemerken habe, ist nur wenig. Besonders verweise ich hier auf HESSE, der sich ja speziell mit der feineren Struktur der Stäbchen bei Scorpioniden beschäftigt hat (p. 440).

Doch muß ich gestehen, daß ich nicht mit absoluter Sicherheit Nervenfibrillen und Stiftchensäume sah. Wohl ließen meine Präparate fast immer eine leichte Querstreifung erkennen und so einen Stiftchensaum vermuten, aber so klar, wie ich ihn bei anderen Arachniden beobachten konnte, trat er mir hier nie entgegen.

Die einzelnen, das Rhabdom zusammensetzenden Rhabdomere fand ich nach unten ungleich lang. Hat man einen Querschnitt durch ein Medianauge von *Buthus* oder von *Scorpio roselli*, der die Rhabdome in der Mitte des Augenbeckers an ihrem distalen Ende quer



getroffen hat, so zeigen die zentralen Rhabdome 5 Strahlen, während nach der Peripherie eine Zone mit 4, dann eine mit 3 folgt und vereinzelt 2teilige oder gar einstrahlige Stäbchen auftreten. Da nun die Rhabdome infolge der Wölbung der Retina umsomehr proximal geschnitten werden, je mehr peripher sie liegen, so zeigt dies, daß die Zahl der Rhabdomere um so geringer ist, je weiter proximal ein Rhabdom getroffen wird.

Von einer Verschmelzung der distalen Enden der Rhabdome, wie dies LANKESTER u. BOURNE für *Androctonus funestus* beschreiben, habe ich bei den Medianaugen nie etwas beobachtet.

Zu jeder Retinazelle geht eine Nervenfaser, die von einem größeren Bündel kommt und der Zellwand entlang läuft, um dann kurz unterhalb des Rhabdomers in die Zelle einzudringen. Sie spaltet sich hier in Fibrillen auf, die den von HESSE (p. 441) beschriebenen Weg zu machen scheinen. Zu derselben Ansicht kommt POLICE. Dagegen behaupteten LANKESTER u. BOURNE und PARKER, der Nerv trete von hinten an die sich verjüngende Retinazelle. Nur einmal will letzterer beobachtet haben, wie bei einem Embryo die Nervenfibrille von vorn in die Zelle eintrat.



Fig. B.

Innervation der Hauptaugen von *Scorpio rosellii*.  
Es findet eine unregelmäßige Durchsetzung der einzelnen Fasern statt.

Durch Maceration der Retinazellen erhält man häufig Bilder, wie sie in Textfig. A dargestellt sind. Es spaltet sich die Retinazelle der Länge nach auf in einen rhabdomtragenden Teil und in einen kernhaltigen Teil; beide bleiben nur distal miteinander verbunden. Dies legt die Vermutung nahe, daß sich hier ursprünglich

der kernhaltige Teil der rhabdomtragenden in gerader Richtung gegen den Glaskörper hin fortsetzte, daß also der Kern vor dem Rhabdom lag und daß die Abknickung beider Teile gegeneinander sekundär ist. Da die Befunde bei den Arachniden diese Vermutung stützen, so werden wir erst zum Schluß näher darauf eingehen.

Die aus dem Auge austretenden Nervenfasern gruppieren sich in 4 Äste. Von diesen ist der mittlere der stärkste. Ehe die Gruppierung eintritt, haben sich die Fasern zu einzelnen Zügen vereinigt, die sich bei ihrem Austritt aus dem Auge vollständig unregelmäßig durchkreuzen (Textfig. B). Ein mehr regelmäßiges Chiasma, wie bei Phalangiden, kommt nicht zustande, weder direkt unterhalb des Auges noch innerhalb des Nervus opticus noch im Ganglion.

Den Verlauf des Nervus opticus und seine Herkunft aus dem Gehirn habe ich noch später zu sprechen.

### Pigmentzellen.

Nächst den Retinazellen treten die Pigmentzellen in den Medianaugen der Scorpioniden am meisten hervor (*Pg. Z*).

LANKESTER u. BOURNE beschreiben sie zum erstenmal. Nach ihrer Meinung hat man es hier mit eingewanderten Mesodermzellen zu tun. Einen Beweis für ihre Behauptung, es handle sich um „intrusive mesodermic cells“, erbringen sie jedoch nicht. Sie berufen sich hauptsächlich auf den Bau anderer Arthropodenaugen.

PARKER beschreibt p. 190 die Pigmentzellen folgendermaßen: „The pigment cells (tab. 2 fig. 6) at their anterior ends . . . abut against the preretina membrane. From this they pass backward, and in the region of the rhabdome, where the retinal cells enlarge, they contract to thin fibres, which, after the rhabdome has been passed, again expand into irregular pigment sacs at the deep part of the retina. When isolated, they present the appearance (tab. 2 figs. 6, 7) of two sacs of pigment connected by a slender rigid fibre.

The large round or slightly oval nuclei have been identified as belonging to the retinal cells, and the smaller oval nuclei occupy the deep swollen ends of the pigment cells . . . The filamentous middle portion connecting the two extremities of the long pigment cells is constant and characteristic in maceration preparations . . .“

Ich kann diese Befunde vollkommen bestätigen (Fig. 1, 2 u. 7 u. Textfig. A). Sowohl auf gelungenen Macerationspräparaten als

auch auf Schnitten läßt sich die Zwerchsackgestalt der Pigmentzellen deutlich erkennen.

Von der Anordnung des Pigments in den Pigmentzellen wird später die Rede sein.

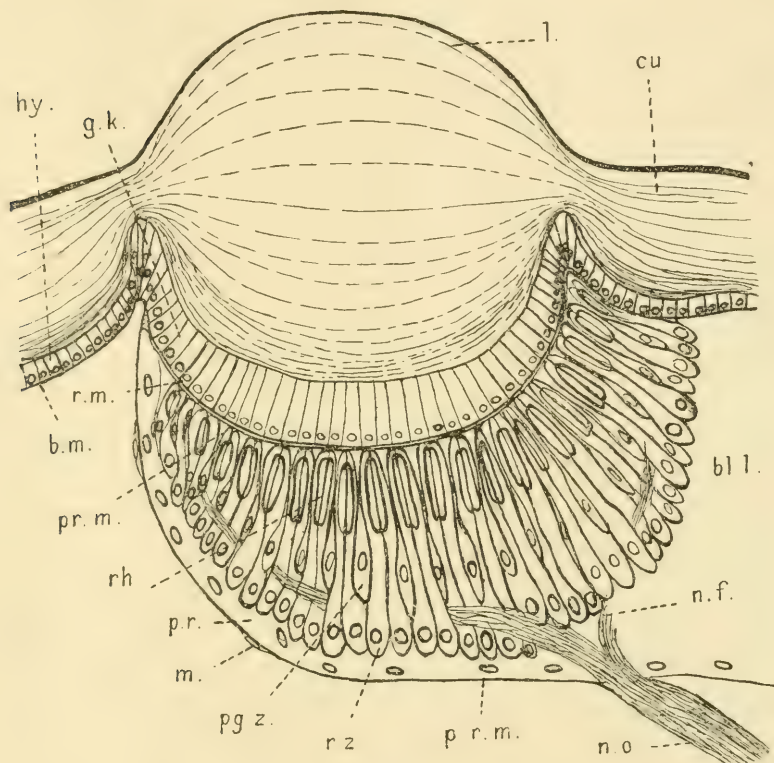


Fig. C.

Schematischer Querschnitt durch das Frontalauge von *Euscorpium carpathicus*. *b.m* Basalmembran. *bl.l* Blutlacune. *cu* Cuticula. *hy* Hypodermis. *g.k* Glaskörper. *k.pr* Kerne der Postretina. *l* Linse. *m* Mesoderm. *n.f* Nervenfasern. *n.o* Nervus opticus. *pg.z* Pigmentzelle. *p.r.m* Postretinale Membran. *p.r* Postretina. *pr.m* Präretinale Membran. *pr.m<sup>1</sup>* distale Lamelle der präretinalen Membran. *pr.m<sup>2</sup>* proximale Lamelle. *r* Retina. *r.z* Retinazelle. *rh* Rhabdome.

### Postretina.

(Fig. 5 u. 6.)

Die dritte Art von Zellen, denen wir in dem Augenbecher begegnen, sind die Zellen des postretinalen Lagers (*p.r*). Die Kerne



dieser Zellschicht färben sich, wie schon erwähnt, am stärksten. Ihr Plasma ist fein und verfilzt und vollständig mit Pigment durchsetzt. Die einzelnen Zellgrenzen sind nicht sichtbar. In feinen fingerförmigen Zotten und Fortsätzen drängen sich die Zellen dieser Schicht zwischen die Retinazellen ein. Proximal bilden sie eine starke Basalmembran, die, durch außen angelagerte Mesodermzellen verstärkt, die postretinale Membran bildet (Sclera von GRABER). Diese zeigt vier Durchbrechungen, die Eintrittsstellen für die Nervenäste des Nervus opticus.

Die beiden Postretinae der Mittelaugen können miteinander verwachsen und eine gemeinsame Capsula optica bilden. In der Jugend ist dies nie der Fall; jedes Auge ist vielmehr von einer eigenen Sclera vollständig eingehüllt. Später verschmelzen diese in der Medianen. Die Trennungswand wird aufgelöst, und es entsteht eine einheitliche Kapsel. Dies ist z. B. der Fall bei *Euscorpium europaeus*, *Isometrus maculatus*. Bei *Scorpio rosellii* und *Heterometrus longimanus* bleiben zeitlebens zwei getrennte Augenkapseln bestehen. Tritt eine Verschmelzung ein, so wird der Zwischenraum, der zwischen beiden Retinae entsteht, mit einer serösen Flüssigkeit angefüllt, die sich als feines Gerinnsel beim Fixieren niederschlägt (Fig. 5 u. 6).

POLICE beschreibt (p. 29) noch eine Art von Stützzellen, die zwischen seinen Phaosphärenzellen liegen sollen: „Elemento ramificato riscontrantesi negli spazii fra le cellule faosferiche (p. 69, tab. 1 fig. 9)“. Ich konnte von diesen kleinen verzweigten Elementen nichts finden und vermute, daß POLICE die manchmal erheblich distal vordringenden Fortsätze des postretinalen Zellenlagers (Fig. 5), in denen noch dann und wann vereinzelt Kerne liegen, als diese Stützzellen angesehen hat, um so mehr, als er sie nur auf Schnitten, nicht aber auf Macerationspräparaten feststellen konnte.

### Lateralaugen.

Der Bau der Seitenaugen der Scorpioniden beschäftigte bis jetzt GRABER, LANKESTER u. BOURNE, MARK, PARKER, HESSE und POLICE. Und wieder stehen die Befunde des letzteren mit den Ansichten aller anderen (mit Ausnahme GRABER'S) in schroffem Gegensatz. Während alle früheren Forscher die Seitenaugen als einschichtig beschreiben, glaubt POLICE, genau wie im Medianauge, 4 Schichten unterscheiden zu müssen. Embryologisch findet dies seinen Ausdruck darin, daß MARK, PARKER, LAURIE und BRAUER die Seitenaugen aus einer einfachen Hypodermiseinsenkung hervorgehen lassen, während

POLICE zu der Ansicht kommt, daß man es auch bei der Bildung der Seitenaugen mit einer Inversion zu tun habe.

Nach meinen histologischen Untersuchungen muß ich die ältere Ansicht als die richtige anerkennen. (Entwicklungsgeschichtliches Material stand mir nicht zur Verfügung.)

Die Seitenaugen liegen, wie schon erwähnt, an dem vorderen seitlichen Rande des Kopfbrustschildes (Textfig. F), also in sehr exponierter Lage. Sie erhalten in der an dieser Stelle sehr stark verdickten Cuticula einen wirksamen Schutz. Der Panzer erreicht hier einen Durchmesser, der dem des Auges fast gleichkommt, was sich bei der Anfertigung von Schnitten oft genug unliebsam bemerkbar macht (Fig. 11 u. 10).

GRABER unterscheidet 2 Schichten: einen Glaskörper und die retinalen Lager. Seine Resultate sind zu sehr von seiner Ansicht von dem ganglionären Aufbau des Insectenauges beeinflusst, als daß darauf einzugehen sich lohnen würde.

LANKESTER u. BOURNE, denen wir die erste eingehendere Beschreibung dieser Organe verdanken, unterscheiden in dem retinalen Lager „nerve-end-cells and indifferent cells“, die verschiedene Differenzierungen der Hypodermiszellen darstellen. Den größten Teil des Augenbeckers nehmen die Sinneszellen, die „neural cells“, ein; zwischen diese schieben sich die indifferente Stützzellen, die „interneural cells“, ein. Seitlich an der Stelle, an der beim Medianauge die stark pigmentierten Iriszellen (GRABER) liegen, befinden sich die perineuralen Zellen.

PARKER kann nur die letzteren finden, während er interneurale Zellen nicht zu entdecken vermag. Dagegen behauptet er, daß sich dünne Fortsätze der perineuralen Zellen vor die Retina legten und die Linse bildeten.

HESSE beschäftigt sich nur mit den recipierenden Teilen des Auges.

Auf die Befunde von POLICE müssen wir näher eingehen, da er der letzte ist, der sich mit den Seitenaugen beschäftigt und da mir seine Ansichten sich zu widersprechen scheinen.

Das ganze Auge zerfällt in 2 Teile (p. 37). „Nell'occhio laterale, come nel mediano, anatomicamente distinguiamo due parti, una anteriore, ottico, il cristallino, ed una parte posteriore, la parte retinica. Questa ultima è costituita da uno strato retinico ed uno strato faosferico.“ Dagegen kann er ebensowenig peri- als interneurale Zellen finden. Wohl aber konstatiert er Zellen direkt unter

der Linse (p. 39). „Ho bensì notato delle cellule immediatamente a disotto dello strato chitinoso e superiormente alla retina, esse però, come cercherò di mostrare studiando lo sviluppo non si addossano alle cellule retiniche ma alla periferia del cristallino.“

In fig. 14 gibt er eine Abbildung durch die Augenanlage eines sehr jungen Embryos. Direkt unter der Linse lagern sich parallel Kerne, „al disotto dello strato di chitina si scorge una serie di nuclei allungati, posti longitudinalmente con l'asse maggiore parallelo allo strato chitinoso perfettamente identici e in perfetta corrispondenza con i nuclei dell'ipoderma che si continua su tutto il resto del corpo e che segrega la chitina“. Diese Schicht ist also als die Matrix der Linse anzusehen. Auf späteren Stadien verschwindet jedoch dieses Zellenlager bis auf eine Membran, die zwischen Linse und Retina der genannten fest anliegt (Fig. 16, 17, 18). „Ho potuto osservare che la citata membrana basale si continua sempre, fino all'incontro con l'epitelio ipodermico“. Die „membrana preretinale“ der Seitenaugen setzt sich also aus dem Rest einer hypodermalen Schicht und der Frontalmembran der darauffolgenden Retinazellen zusammen.

Da mir embryologisches Material nicht genügend zur Verfügung stand, so bin ich nicht imstande, die Befunde POLICE's betreffs einer crystallogenen Schicht nachzuprüfen. Immerhin muß es befremden, daß die embryonal vorhandenen Zellen nicht bestehen bleiben, um bei Häutungen jedesmal von neuem die Linse zu bilden.

Es ist doch kaum anzunehmen, daß diese später aus einem anderen Stratum hervorgeht. Außerdem ist nach POLICE noch nicht zu ersehen, welches Lager dafür später in Anspruch genommen werden soll. Denn die kernlose, der Linse anliegende Membran kommt nach meiner Ansicht hierfür nicht in Betracht.

Außerdem konnte ich bei keinem der zahlreichen Schnitte, die ich untersuchte, eine präretinale, in die Basalmembran der Hypodermis übergehende Lamelle finden. Im Gegenteil, es geht die Hypodermis ohne Unterbrechung in den Augenbecher über; ihre Basalmembran bekleidet, in scharfem Knick abgesetzt, sowohl diese wie jene.

Auf die crystallogene Schicht folgt nach POLICE die „parte retinica“.

Nachdem er die Ansichten der früheren Autoren referiert hat, meint POLICE, die Ergebnisse dieser Forscher hätten dadurch beeinträchtigt werden müssen, daß sie nicht genügend entpigmentiert



hätten; er selbst tut dies zwar auch nicht, macht dafür aber sehr dünne Schnitte (p. 43). Auf diesen findet er dann genau dieselben Lagen, die auch (nach seiner Ansicht) die Medianaugen zusammensetzen, d. h. das „strato retinico“, das „strato faosferico“ und die „postretina“.

Nach POLICE zeigt sich bei jungen Tieren die erste Differenzierung in rhabdomtragende und Phaosphärenzellen darin, daß sich die Kerne der ersteren verlängern, während die der letzteren rund sind. Die Retinazellen strecken sich, und das Pigment, das ursprünglich zwischen ihnen liegt, wandert in sie ein. Schließlich bekommen sie dieselbe Gestalt wie in den Mittelaugen, nur sind sie geschweift.

Die Kerne haben aber inzwischen eine Umwandlung erfahren, die sie denen der Phaosphärenzellen ähnlich macht (p. 44, fig. 19): „Il nucleo che nell'embrione era allungato, qui, come per gli occhi mediani, nell'adulto si riduce a minime dimensioni rispetto alla cellula e rispetto ai nuclei delle cellule faosferiche“. Diese bilden eine eigene Schicht mit freilich etwas seltsamem Verhalten bei Embryonen und erwachsenen Tieren (p. 46). „Le cellule faosferiche anche negli occhi laterali costituiscono uno strato a parte che, grandemente sviluppato nell'embrione (fig. 14 u. 16) man mano si assotiglia (fig. 17) fino che si arriva all'adulto, in cui le cellule faosferiche sono in numero scarsissimo.“

Auch eine Postretina aus kubischen Zellen mit langen Kernen wird beschrieben und abgebildet (p. 46 u. 47, fig. 19) und ebenso eine Augenkapsel, genau wie im Medianauge.

Was die Entwicklung der Seitenaugen anbetrifft, so habe ich schon erwähnt, daß POLICE eine Inversion für diese annimmt. Doch muß schon der Umstand, daß meine Untersuchung keine Teilung in die 2 Lagen, strato retinico und strato faosferico, ergab, eine Inversion, jedenfalls in der Art, wie sie POLICE verlangt, unwahrscheinlich erscheinen lassen. In demselben Sinne ist weiter mein Befund zu verwerten, daß die Retina die direkte Fortsetzung der Hypodermis ist (Fig. 10, 11 u. 13 u. Textfig. B. Siehe auch PARKER, p. 198 u. 199; fig. 18, 20 u. 21, tab. 3). Andererseits sind POLICE's Angaben nicht derart, daß sie sich zu einem einheitlichen, überzeugenden Bilde vereinigen ließen.

Das Auffinden einer Retina- und einer Phaosphärenschicht ließ ihn, wie er selbst sagt (p. 48 u. 49), die Entwicklungsvorgänge mit der größten Genauigkeit auf eine Inversion hin untersuchen und

auch eine Umkrepelung („*introflessione*“), den Rest einer Falte, finden (fig. 14 u. 15), die der der Hauptaugen entspricht. „E non l'ho fatto inutilmente, poichè ho potuto riscontrare negli occhi in via di sviluppo una *introflessione mediana* (fig. 14 *rip*) la quale si presenta come il residuo di una più profonda ripiegatura, che corrisponde perfettamente a quella da me riscontrata per gli occhi mediani (fig. 2)“. Auch bei dem erwachsenem Tier will er eine Zeitlang geringe Spuren dieser Einstülpung der Hypodermis gefunden haben (fig. 15 *rip*).

Nach meiner Ansicht geht aber aus der Figur von POLICE die Inversion durchaus nicht so klar hervor, wie er annimmt; denn Falten, wie er sie zeichnet, treten an einem Embryo mehrfach auf und können durch verschiedene (äußere) Faktoren erzeugt sein.

Dann bringt er in dem folgenden Kapitel: Über den Wert der Phaosphären, einige Tatsachen, die mir sowohl gegen ein eigenes „*strato faosferico*“ als auch gegen eine Inversion der Seitenaugen zu sprechen scheinen. Bei ganz jungen Embryonen ist die Zahl der Phaosphärenzellkerne viel größer als bei älteren oder gar erwachsenen Tieren (p. 50). „Il numero delle cellule faosferiche diminuisce, quindi, a misura che dall' embrione si passa all' adulto.“

Außerdem findet er bei einigen Stadien Phaosphären in Zellen, die ohne Zweifel zur Retina gehören. Er glaubt deshalb annehmen zu müssen, daß Phaosphärenzellen das retinale Lager bilden helfen. (p. 51) ... „le cellule faosferiche si trasformano in retiniche“.

Ich muß dem Leser überlassen zu beurteilen, wie weit dadurch die ganze Auffassung von 2 getrennten Zellenlagen unwahrscheinlich wird.

Im Folgenden will ich im Zusammenhang meine eigenen Befunde darstellen, nachdem ich schon bei der Besprechung der früheren Untersuchungen einiges vorweggenommen habe.

Zunächst konnte ich mich von dem einschichtigen Bau der Seitenaugen oft genug überzeugen. Von einer selbständigen Phaosphärenlage kann ebensowenig die Rede sein wie bei den Mittelaugen. Denn deutlich sieht man die Retinazellen bis zu der post-retinalen Membran hindurchgehen. Phaosphären liegen bald vor, bald hinter den Retinazellkernen, bald fehlen sie wohl auch ganz.

Die Abgrenzung des Augenbeckers gegenüber dem umgebenden Bindegewebe ist nicht so stark wie bei den Frontalaugen. Sie wird allein durch die Basalmembran der Retinazellen, die eine direkte Fortsetzung der Hypodermis ist, gebildet; verstärkt wird sie durch

anliegende Mesodermzellen. Es kommt nun vereinzelt vor, daß sich diese Kerne etwas zwischen die Retinazellen einschieben. Durch diese Tatsache sind auch wohl LANKESTER u. BOURNE zu ihrer Annahme von interneuronalen Stützzellen gekommen. Diese konnten weder von PARKER noch von mir wiedergefunden werden (Fig. 10, 11 u. 13 u. Textfig. D).

Von der Linse gilt das gleiche wie bei den Medianaugen (Fig. 10 u. 11).

Der Augenbecher geht kontinuierlich in die Hypodermis über, und ich habe den Angaben von LANKESTER u. BOURNE und PARKER nicht viel hinzuzufügen.

LANKESTER u. BOURNE (p. 187) finden: „a thickening of the superficial hypodermis . . .“

PARKER (p. 197) schreibt: „In the adult eye not the least appearance of a lentigen or preretinal membrane is to be found, even after careful depigmentation . . . the pigmented tissue extends up to the lens.“ Weiter findet er vor den Rhabdomen keine Kerne, was für ihn auch ein Beweis von der Abwesenheit des Glaskörpers ist.

Betrachtet man einen Schnitt durch die Lateralaugen, so sieht man 2 Arten von Zellkernen, in der Mitte runde große Kerne, gegen die Seite, an der Übergangsstelle in die Hypodermis, etwas kleinere, stärker färbbare, die auch etwas gedrängt liegen und immer mehr den Hypodermiszellkernen ähnlich werden. Erstere gehören den Retinazellen, letztere den sogenannten „perineuralen Zellen“ (PARKER) an (Fig. 10, 11 u. 13).

Jedoch ist der Ausdruck „perineurale Zellen“ etwas irreführend. Man könnte glauben, daß diese noch als typisch zu dem Auge gehörig anzusehen seien. Die Grenze, wo die perineuralen Zellen in die gewöhnlichen Hypodermiszellen übergehen, ist aber nicht streng zu ziehen. Man kann also wohl besser von gewöhnlichen, etwas gehäuftten Übergangszellen reden, statt von besonders differenzierten „perineuralen Zellen“.

PARKER gibt p. 199 folgende Beschreibung: „The perineural cells surround the depressed retinal area, and their attenuated ends, especially on the ventral side of the eye, often reach out, even in the adult condition, in front of the retinal cells themselves (tab. 3 fig. 18). The positions that the nuclei occupy in the ventral portion

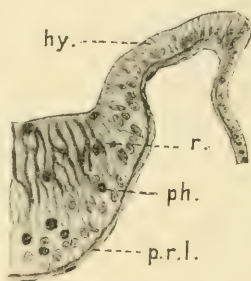


Fig. D.

Etwas schematisierter  
Querschnitt  
durch ein Seitenauge  
von *Scorpio rosellii*.



of the perineural ring suggest that these cells may at one time have extended far enough to have completely covered the retina, and the fact that in young individuals (tab. 3 fig. 21) the retina is largely covered by the perineural cells indicates that in all probability the lens is the product of these cells. . . . The peripheral margin of this lentigenous ring passes by insensible gradations into the surrounding hypodermis."

Wohl konnte ich immer wieder sehen, daß die keilförmigen Randzellen sich mit ihrem dünneren zugespitzten Teil leicht nach dem Innern des Augenbeckers zu umbiegen, dagegen ist aber nie ein völliges Hinübergreifen und Verschmelzen derselben festzustellen. Eine kurze Strecke (Fig. 13 u. Textfig. D) ziehen wohl feine Plasmafortsätze, fest der Frontalmembran der Retinazellen anliegend, über diese. In der Mitte aber konnte ich immer die Frontalmembran allein feststellen.

Außerdem ist dieses Übergreifen resp. Umbiegen der Randzellen ein sehr wechselndes. Bei Augen mit stark konvexer Linse tritt es weit deutlicher in Erscheinung als bei sehr flachem Augenbecher. In letzterem Fall kann man häufig gar kein Neigen oder Umbiegen gegen die Mitte feststellen.

Man könnte aber auch daran denken, daß diese „perineuralen Zellen“ eine Wachstumszone des Auges darstellten. Solche Stellen in Bildung begriffener Retinazellen sind uns von dem Auge des Flußkrebse, *Astacus fluviatilis* L. (PARKER), bekannt. Ob man es hier mit ähnlichen Verhältnissen zu tun hat, konnte ich jedoch nicht mit Sicherheit entscheiden. An den Retinazellen kann man wie bei denen des Medianauges 4 Zonen unterscheiden. Nur ist hier der präbacilläre Abschnitt größer als dort, was wohl seinen Grund in dem Fehlen des Glaskörpers hat (Fig. 12), den jener funktionell zu ersetzen scheint. Hierfür spricht auch die Tatsache, daß vor den Rhabdomen selten Pigment liegt. Nur bei einem Präparat war spärliches Pigment, bis zur Linse reichend, zu finden. Das mag auch die Beschreibung von PARKER erklären, die einen präbacillären Pigmentbelag beschreibt. Vielleicht sind auch die Pigmentverhältnisse bei verschiedenen Arten verschieden.

LANKESTER u. BOURNE und PARKER finden auch in den Nebenaugen die Gruppierung der Retinazellen zu fünfen. Demgegenüber stellten HESSE und POLICE fest, daß nicht nur fünfstrahlige Rhabdome gebildet werden, wie bei den Mittelaugen, sondern daß hier vielmehr eine große Mannigfaltigkeit herrscht und daß man 2- bis

10 zellige Retinulae antrifft (Fig. 14), ein Zustand, den HESSE (p. 448) als primitiv ansieht, in dem aber KORSCHOLT u. HEIDER (p. 602) Rückbildungserscheinungen erblicken.<sup>1)</sup>

Distal verwachsen häufig nebeneinander liegende Rhabdome in ähnlicher Weise, wie PURCELL dies für manche Phalangiden (*Acantholophus*) beschreibt. Ich fand ähnliches bei *Heterometrus longimanus* und *Scorpio rosellii*. Diese Verschmelzung geht aber nicht regelmäßig von Rhabdom zu Rhabdom, sondern es sind auf solche Art Komplexe von verschiedener Größe miteinander verbunden.

Die feinere Struktur der Rhabdome und die Innervierung der Retinulazellen ist durch HESSE's Untersuchungen bekannt.

Die Rhabdome sind dann und wann von runden hellen Stellen unterbrochen, die mir auch bei Spinnen auffielen. Ob es sich hier um Artefakte handelt, darüber bin ich mir nicht klar.

Pigment findet sich im ganzen Auge, nur nicht in den Rhabdomen. Von den präbacillären Teilen der Retinazellen und ihren Pigmentverhältnissen war schon die Rede. Besonders stark sitzt Pigment in den hinteren Partien der Retinazellen und in den Übergangszellen. Besondere Pigmentzellen sind nicht vorhanden.

Phaosphären finden sich ebenso

wie im Medianauge bald vor, bald hinter den Kernen. Hin und wieder fehlen sie; gelegentlich sind sie zwischen den Rhabdomen und selbst vor diesen anzutreffen (siehe Medianauge) (Fig. 12 u. Textfig. D).

Die Innervationsverhältnisse sind der Art, daß sich von einem Hauptstamm so viele Nerven abspalten, wie Seitenaugen vorhanden sind (Textfig. E). Diese lösen sich dann in 2—4 Äste auf und dringen durch ebenso viele Öffnungen in den Augenbecher ein. Von einer partiellen Durchkreuzung, wie bei den Mittelaugen, ist nichts



Fig. E.

Aufspaltung des Nervus opticus vor dem Eintritt in das Seitenauge von *Scorpio rosellii*.

1) Meine eigene Stellungnahme werde ich präzisieren, wenn ich über rudimentäre Seitenaugen berichtet habe.

zu sehen. Auf den weiteren Verlauf und Ursprung der Nerven gehe ich noch später ein.

### Die funktionellen Beziehungen der einzelnen Augen untereinander.

Über die physiologischen Beziehungen der verschiedenen Augen der Scorpioniden ist noch wenig bekannt, während über das Sehen der Spinnen mehrere Abhandlungen (PLATEAU, FOREL, RAINBOW, PECKHAM usw.) vorliegen. Die Resultate, zu denen diese verschiedenen Forscher gelangt sind, differieren beträchtlich. Während PLATEAU annimmt, daß die Tiere nur auf Entfernungen von 2—3 cm deutlich sehen, schreibt RAINBOW ihnen ein scharfes Sehen auf 25—30 cm Entfernung zu. Für Scorpione liegen in bezug auf Sehvermögen keine Versuche vor. Trotzdem wird man aber nicht fehlgehen, wenn man den Augen dieser Tiere keine allzu großen Fähigkeiten, in die Ferne zu sehen, zuschreibt.

In Gefangenschaft gehaltene *Euscorpius carpathicus* reagierten bei ihrem Umherlaufen in ihrem Behälter erst dann, wenn sie sich auf 2—3 cm genähert hatten, ja häufig erst, wenn sich ihre Scheren berührten. Daraufhin griffen sie sich entweder lebhaft an, oder sie zogen sich beide erschrocken zurück. Auch Heuschrecken, Schaben und Spinnen, die ihnen als Futter vorgesetzt wurden, erregten erst in unmittelbarer Nähe ihr Interesse; häufig griffen die Scheren erst dann zu, wenn die Kerfe über den Scorpion hinwegzumarschieren versuchten.

Es ist allerdings auch zu berücksichtigen, daß die Beobachtungen am Tage gemacht sind und daß man daher nicht berechtigt ist, hieraus auf eine Myopie des Scorpionidenauges zu schließen. Man beachte außerdem, daß es überhaupt kaum möglich ist, bei Tieren, die keine Fixierbewegungen mit den Augen ausführen, durch diese Art des Versuchs ihre Sehweite zu finden. Wie vorsichtig man in der Beurteilung der Resultate eines solchen Versuchs sein muß, lehrt eine Beobachtung von DEMOLL an *Squilla mantis*.

Dieses Tier macht schon bei einer Objektentfernung von 80 cm und einer Objektgröße von 2 qcm (Objekt ist ein schwarzer Gegenstand) seine Fixierbewegungen, während es erst bei einer Annäherung auf 3 cm zuschlägt. Würden hier die Fixierbewegungen fehlen, so könnte man zur Vermutung kommen, es sei dem Tiere ein deutliches Sehen nur für 3 cm zuzuschreiben.



Ebenso wäre es möglich, daß bei den Scorpionen ein Reflex eben nur dann ausgelöst wird, wenn sich das Objekt bereits in einer Entfernung befindet, die eine Verfolgung desselben wirkungsvoll erscheinen läßt.

Der Größe und dem Bau nach zu schließen, sind die Seitenaugen wohl für das Fernsehen weniger geeignet als die Hauptaugen. Wir werden später noch sehen, daß auch die Lage ein Sehen in die Ferne ausschließt. Weiter sind die Rhabdome im Seitenauge häufig gruppenweise verwachsen, was auch eine Beeinträchtigung des Bildsehens zur Folge haben muß.

Aus der starken Krümmung der Linse kann jedoch nicht, wie dies so häufig getan wird, ein Schluß auf das Nahesehen gezogen werden. Denn die Kurzsichtigkeit oder Fernsichtigkeit eines Auges hängt nicht allein von der Brennweite der Linse ab, sondern auch von dem Verhältnis dieser zu dem Abstand der Receptoren. Außerdem muß man ja überlegen, daß bei einer Bildverschiebung innerhalb der Länge der Rhabdome doch eine Bildreception stattfindet. Da aus diesem Grunde die Bestimmung der Brennweite der Linse keinen Schluß gestattet auf die Funktion des Auges, so habe ich von diesen Messungen abgesehen, zumal da mir schon die Lage der Augen wichtige Hinweise auf die Myopie derselben zu geben schienen.

Die Messungen der Sehfelder ließen nämlich erkennen, daß den Seitenaugen als Sehfeld nur ein Bezirk zukommt, der in nächster Nähe der vorderen Gliedmaßen und der Mundwerkzeuge liegt, so daß den Augen kaum Gelegenheit gegeben ist, in die Ferne zu sehen. Damit wird aber sehr wahrscheinlich, daß sie dem Nahesehen angepaßt sind.

Meine Messungen<sup>1)</sup> an *Centrurus gracilis* und *Buthus hottentottus* ergaben, bei beiden Arten fast genau übereinstimmend, für die Seitenaugen in der Gesamtheit nach vorn ein Sehfeld von 240° (davon 20—30° binokulares Sehfeld); nach oben lassen sie eine Lücke von 100°, ebenso nach unten; sie bestreichen also seitlich einen Winkel von 80°. Von unten (senkrecht unter dem Tiere) nach oben in der Mediane gemessen, erscheinen sie nach 60—70° und haben hier ein

---

1) Die Messungen wurden mit demselben Apparat und nach derselben Methode ausgeführt, wie sie von DEMOLL u. SCHEURING, Die Bedeutung der Ocellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 31, Syst., p. 556 u. 557 beschrieben sind.

Sehfeld von 100—110° (Textfig. G 1, 2, 3). (Man vergleiche die folgenden Protokolle.)

Diese Resultate lehren, daß die Seitenaugen hauptsächlich eine Kontrolle bei der Nahrungsaufnahme ausüben. Man wird ihnen die Funktion zuschreiben dürfen, die schon zwischen den Kiefertastern befindliche Beute zu beobachten.

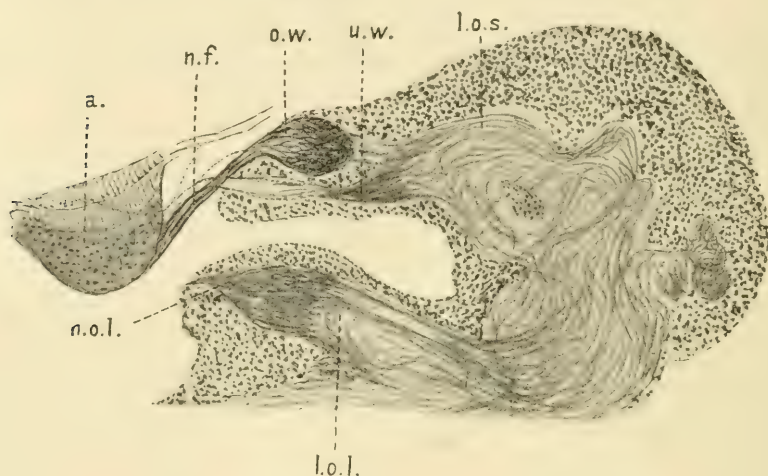


Fig. F.

Sagittalschnitt durch das Gehirn von *Hormarus australiasiae*.

Aus 5 aufeinanderfolgenden Schnitten kombiniert.

a Auge. l.o.s Lobus opticus superior. l.o.i Lobus opticus inferior.

n.o.f Nervus opticus frontalis. n.o.l Nervus opticus lateralis.

o.w obere Wurzel. u.w antere Wurzel.

Was die einzelnen Seitenaugen anbetrifft, so mußte ich darauf verzichten, ihre einzelnen Sehfelder festzustellen, da dies infolge der geringen Dimensionen und des nahen Beisammenstehens unmöglich war. Doch konnte ich beobachten, daß sie sich im großen und ganzen ergänzen und sich nur sehr wenig mit ihren Sehfeldern überdecken.

Die Sehfelder der Frontalauge lassen sich am besten aus den beiden nun folgenden Protokollen und den Textfiguren G 1—3 ersehen.

I. bedeutet die Spiegelung von vorn nach der Seite in der Horizontalen. Nullstellung direkt nach vorn.

II. bedeutet die Spiegelung von oben nach der Seite in der Frontalebene. Nullstellung direkt nach oben.

III. bedeutet die Spiegelung von unten über den Cephalothorax in der Medianen nach oben hinten. Nullstellung senkrecht nach unten.

Da mir zu den Spiegelungen tote, in Spiritus befindliche Tiere zur Verfügung standen, wählte ich nur hellfarbige, weil bei diesen sich die pigmentierten Augen am besten von dem umgebenden Chitin mit seinen vielen Reflexen abheben. Doch sind aus verschiedenen Gründen die Werte nicht ganz genau und mögen innerhalb einer Fehlergrenze von  $5^{\circ}$  schwanken. Erstens läßt der ziemlich breite Cephalothorax keine genaue Zentrierung zu; zweitens ist der schwache rötliche Schimmer, nach dem ich bestimmte und der von dem darunterliegenden Pigment herrührt, nur schwer von den vielen Reflexen auf dem Chitin zu unterscheiden.

*Buthus hottentottus* F.

I. Frontalauge(n) erscheinen nach  $8-10^{\circ}$ ; lassen also nach vorn eine Lücke von  $15-20^{\circ}$ ; verschwinden nach  $165^{\circ}$ ; ihr Sehfeld ist also  $155^{\circ}$ .

Seitenauge(n), als Gesamtheit, erscheinen  $-10^{\circ}$ , haben also ein binokulares Sehfeld nach vorn von  $20^{\circ}$ ; verschwinden nach  $125^{\circ}$ . Untereinander überdecken sich die einzelnen Augen nur in geringem Maße.

II. Frontalauge(n) erscheinen bei  $-20^{\circ}$ ; binokulares Sehfeld nach oben also  $40^{\circ}$ ; verschwinden nach  $120^{\circ}$ .

Seitenauge(n) erscheinen nach  $50^{\circ}$ , verschwinden nach  $130-140^{\circ}$ , sehen also auf die Taster.

III. Frontalauge(n) erscheinen nach  $100^{\circ}$ , verschwinden nach  $260^{\circ}$ . Seitenauge(n) erscheinen nach  $65^{\circ}$ , verschwinden nach  $175^{\circ}$ .

*Centrurus gracilis* LATR.

I. Frontalauge(n) erscheinen nach  $10-12^{\circ}$ , Lücke nach vorn also  $20-25^{\circ}$  verschwinden nach  $160^{\circ}$ .

Seitenauge(n), als Gesamtheit, erscheinen (ungefähr) bei  $-5-8^{\circ}$ , haben also nach vorn ein kleines binokulares Sehfeld, verschwinden nach  $115^{\circ}$ . Unter sich überkreuzen sie sich nur in sehr geringem Maße.

II. Frontalauge(n) erscheinen bei  $-20^{\circ}$ , haben also ein binokulares Sehfeld nach oben von  $40^{\circ}$ , verschwinden nach  $120^{\circ}$ .

Seitenauge(n) erscheinen nach  $25^{\circ}$ , verschwinden nach  $120^{\circ}$ .

III. Frontalauge(n) erscheinen nach  $95-100^{\circ}$ , verschwinden nach  $250^{\circ}$ . Seitenauge(n) erscheinen nach  $60-65^{\circ}$ , verschwinden nach  $165-170^{\circ}$ .

Wir sehen aus den beiden Protokollen, daß sich die Werte fast gleich bleiben. Es ist aus beiden Spiegelungen klar ersichtlich, daß erstens keine Überdeckung der Sehfelder der Frontalauge(n) mit



denen der Seitenaugen stattfindet, und zweitens, daß sowohl bei diesen als auch bei jenen nur jeweils ein kleines binokulares Sehfeld zustande kommt.

Da für diese Art von Augen im stereoskopischen Sehen der wichtigste Faktor gegeben ist, der Entfernungslokalisationen ermöglicht, so folgt aus dem obigen, daß bei diesen Tieren ein präzises Entfernungstaxieren nur in beschränktem Maße möglich ist. Dies kann von den Mittelaugen nach oben auf einem Bogen von  $40^{\circ}$  geschehen, während den Seitenaugen nach vorn nur in ganz geringem Maße ein binokulares Sehfeld zukommt.

Die Selbständigkeit der einzelnen Augen hinsichtlich ihrer Sehfelder und ferner ihre Differenzierung in zwei physiologisch verschiedene Gruppen (Fernsehen der Hauptaugen, Nahesehen der Seitenaugen) mag es erklären, warum die einzelnen Augennerven beim Einstrahlen ins Gehirn nicht eine derartige gegenseitige Lagerung erfahren, daß die Erregungsimpulse, die sie leiten, eine solche Orientierung zeigen, wie sie der Anordnung der äußeren Objekte entspricht. Zunächst müßte sich dies in einem partiellen Chiasma kund tun, das wir jedoch völlig vermissen. S. 566 habe ich eine partielle Verwerfung der einzelnen Faserzüge innerhalb des Opticus der Mittelaugen beschrieben. Auf die geringe Bedeutung dieser Durchsetzung werde ich erst später bei der Betrachtung des Phalangidenauges eingehen, da wir dort diese Erscheinung in viel ausgeprägterem Maße finden.

Die Forderung, daß bei binokularem Sehfeld von Linsenaugen ein Chiasma bestehen muß, hat neuerdings an Berechtigung gewonnen dadurch, daß von LINK, v. ALTEN und JONESCU bei Insecten und von DEMOLL bei *Aleiopa* ein Chiasma nachgewiesen wurde.

Textfig. G stellt einen kombinierten Schnitt von 4 aufeinanderfolgenden Sagittalschnitten durch das Gehirn von *Hormarus australiasiae* FABR. dar. Wir ersehen daraus, daß die Nerven der verschiedenen Augen, resp. Augengruppen in verschiedene Gehirnpartien einstrahlen.

Über den anatomischen und histologischen Bau des Gehirns der Scorpioniden wissen wir durch die Untersuchungen von SAINT-REMY und POLICE (1) genauen Bescheid, so daß es überflüssig ist, hier weiter auf seine Struktur einzugehen. Was speziell die mit den Augen in Beziehung stehenden Teile anbetrifft, so gibt letzterer eine völlig erschöpfende Darstellung (p. 9):

„I nervi degli occhi mediani sono due per ogni occhio; quindi

sono quattro nervi, i quale partendo, in due coppie distinte dagli estremi appuntati del protocerebrum (fig. 1 e 3 *not*) camminano strettamente paralleli rivolgendosi in avanti ed in dentro, arrivati in prossimità dell'occhio ogni nervo si biforca, per modo che ad

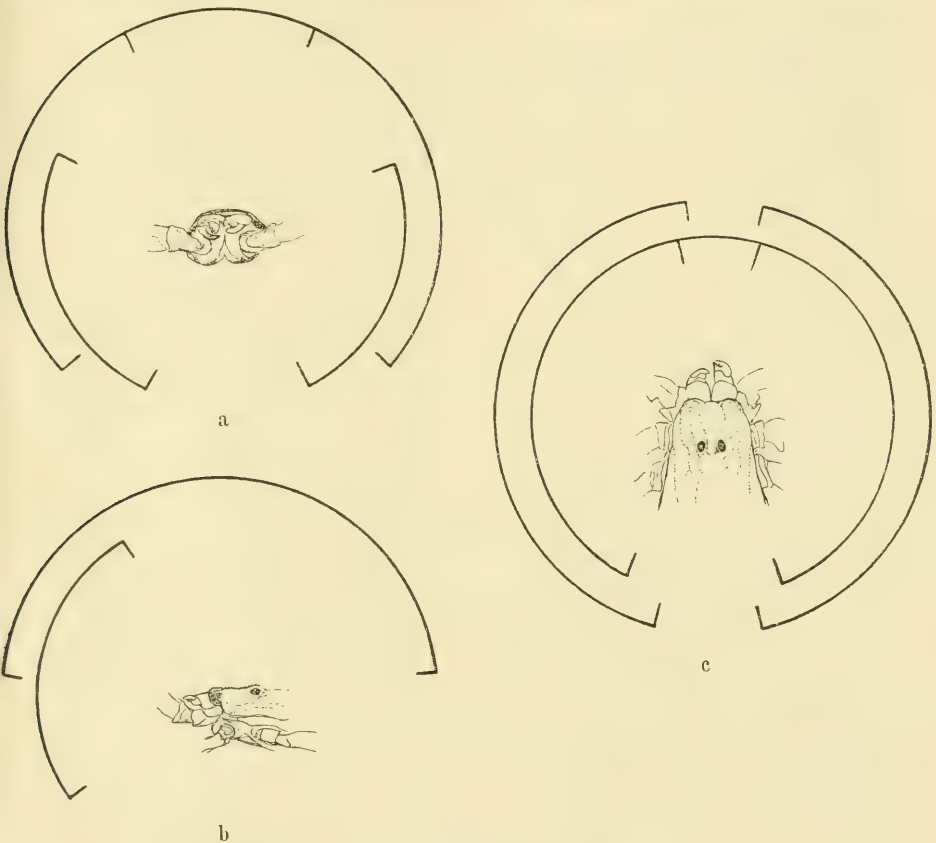


Fig. G.

Sehfelder von *Buthus hottentottus*.

ogni occhio vanno quattro rametti, i quali poi si sfoccano negli ommatidii.

I nervi degli occhi laterali (fig. 1 e 3 *not*) partano più indietro di quelli degli occhi mediani; come nei mediani andavano due nervi per ogni occhio, qui va un solo nervo per ognuna delle coppie di occhi. Quindi ogni nervo degli occhi laterali si dirige ai lati del capo dove sono i due occhi con cui è in relazione; esso è unico

appena uscito dal cervello; pero ben presto si biforca in due rami ognuno di quali si biforca a ma volta permodocchi ad ogni occhio“.

Die Seitenaugen können physiologisch als eine Einheit aufgefaßt werden. Erstens werden sie von einem Nerven innerviert, und zweitens sind sie so gestellt, daß jedes einzelne mit seinem Sehfeld dort einsetzt, wo das andere aufhört. Es könnte so gut ein Auge mit großem Sehfelde alle kleinen Augen ersetzen. Andererseits ist ihre physiologische Spezialisierung sowie ihre Isolierung von den Hauptaugen wohl auch dadurch schon gekennzeichnet, daß die Lobuli, die in die verschiedenen Augennerven einstrahlen, völlig voneinander getrennt sind und nur durch die Medullarmasse des Lobus cerebialis indirekt miteinander in Beziehung gesetzt werden.

### Die Rudimentation der Seitenaugen.

Das Variieren der Zahl der Seitenaugen läßt vermuten, daß die jetzige Anzahl derselben keine primäre ist, sondern ursprünglich bei den Vorfahren der Scorpioniden eine andere war. Während die Anzahl aller Augen bei den Skorpionen zwischen 6—12 schwankt, haben die Araneiden meist 8, nur in 2 Familien (*Scytoidae* und *Dysderidae*) 6. Die Phalangiden und Solifugen besitzen nur noch 2 Augen. Die Paläostraken hatten eine weit größere Augenzahl als die jetzigen Scorpioniden.

KORSCHOLT u. HEIDER deuten die Verwachsung der Rhabdome in den Seitenaugen als auf einer Degeneration beruhend. Doch ist immerhin zu beachten, daß ein Abnehmen der Zahl noch nicht zur Annahme berechtigt, daß die Elemente, die das Organ zusammensetzen, sich auch auf absteigendem Wege befinden, und es ist wohl möglich, daß diese Art von Rhabdombildung ein Stehenbleiben auf früherer Entwicklungsstufe darstellt, eine Ansicht, wie sie bekanntlich HESSE vertritt.

Nach meiner Überzeugung braucht aber der Grund für ein solches Verwachsen nicht in der Phylogenie gesucht zu werden, sondern es genügt dazu schon die geringe physiologische Inanspruchnahme des Organs. Die Anforderungen, die an die Seitenaugen der Skorpione gestellt werden, sind, wie wir schon gesehen haben, nur geringe, und deshalb ist es leicht erklärlich, daß, wenn keine große Bildschärfe erzielt zu werden braucht, die Rhabdome verschmelzen — eine Tatsache, die ich auch bei Spinnen zu beobachten Gelegenheit hatte. — Auch die Rudimentation ganzer Augen läßt sich unter diesen Gesichtspunkt bringen.



Es ist mir gelungen, ein in Rudimentation befindliches Seitenauge bei *Heterometrus longimanus* nachzuweisen. Diese Art hat zwischen dem 2. und 3. Hauptseitenauge ein zum größten Teil rückgebildetes akzessorisches, das schon manche Merkmale eines Auges eingebüßt hat.

Es liegt fest dem größten Seitenauge an, von dessen Nerven es auch durch einen Nebenast innerviert wird. Zwischen dem fraglichen Gebilde und dem Auge liegen nur wenige Hypodermiszellen, die etwa den früher beschriebenen Übergangszellen ähneln. Zwischen diese und den akzessorischen Ocellus schiebt sich die Basalmembran der Retina- resp. Hypodermiszellen ein (Textfig. H). Auf dieser stehen ziemlich rechtwinklig die das Gebilde zusammensetzenden Zellen. Die mittleren Zellen erinnern noch an typische Retinazellen. Sie haben birnförmige Gestalt und runden Kern. Außerdem liegen in ihnen Phosphorsphären, die sonst nie in gewöhnlichen Hypodermiszellen zu finden sind. Von einer Rhabdombildung ist aber nichts zu beobachten. Pigmentkörner finden sich noch in ziemlicher Menge in dem Rudiment, doch ist dies gegenüber den gewöhnlichen Hypodermiszellen kein charakteristischer Unterschied, da auch diese durchweg pigmentiert sind.

Die Übergangszellen legen sich beiderseits mit einer leichten Biegung zum Teil um die mittleren Zellen und hüllen diese fast völlig ein. Nach außen gehen sie allmählich in gewöhnliche Hypodermiszellen über. Die hypodermale Basalmembran umschließt das Ganze. Der Nervenast, der zu dem Zellenkomplex geht, spaltet sich kurz vor dem Eintritt des Nerven in das Hauptseitenauge ab, zieht diesem fest anliegend, zu dem Rudiment hin und dringt in dieses ein. Den feineren Verlauf der einzelnen Fibrillen konnte ich jedoch nicht feststellen, da die Fixierung des Objekts zu wünschen übrig ließ.

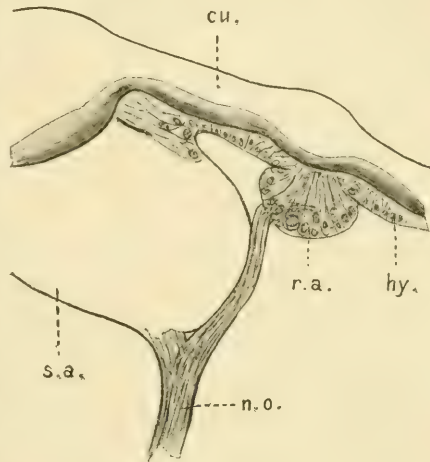


Fig. H. Schnitt durch den rudimentierten Ocellus von *Heterometrus longimanus*. cu Cuticula. hy Hypodermis. n.o Nervus opticus. s.a Seitenauge. r.a rudimentäres Auge.

Die Rudimentation des Ocellus erfolgte von außen nach innen. Denn nur die inneren Zellen besitzen noch Phaosphären (ohne hiermit sagen zu wollen, daß Phaosphären ein den Retinazellen eigenes Charakteristikum seien) und sind in ihrer Gestalt den Retinazellen am ähnlichsten. Die Cuticula bildet über dem Gebilde noch eine schwache Linse aus (Textfig. H).

### Pigmentwanderung.

Wenn wir beachten, daß bei dem Linsenauge der Wirbeltiere ein lichtregulierender Faktor in der Veränderlichkeit der Iris gegeben ist und daß diese bei dem Linsenauge der Arthropoden nicht existiert, so legt das die Vermutung nahe, daß entweder diese Formen nur bei einer gewissen Lichtintensität zu sehen vermögen oder aber, daß der andere Faktor, der im Linsenauge als Regulator der Reizintensität in Betracht kommt, nämlich die Pigmentwanderung, hier stärker ausgebildet ist.

Da nun von SZCAWINSKA bei einigen Spinnen und von PURCELL bei Phalangiden eine Pigmentwanderung nachgewiesen wurde, so konnte man vermuten, daß sich bei Scorpioniden das Pigment ähnlich verhalte wie bei diesen beiden Gruppen.

Doch ließ schon die Untersuchung mit dem Augenspiegel einen Unterschied zwischen den Augen der Skorpione und denen der übrigen Arachniden erkennen. Während dort die Seitenaugen einen hellen Glanz haben, zeigen hier alle Augen nur ein mattes rötliches Leuchten. Dieses bleibt unverändert, gleichgültig, ob man das Tier vorher im Dunkeln oder im Hellen gehalten hat. Dies konnte zur Vermutung Veranlassung geben, daß eine Pigmentwanderung hier nicht stattfindet. Ich war daher einigermaßen erstaunt, als mich die Schnitte von Tieren, die im Hellen und im Dunkeln fixiert waren, erkennen ließen, daß hier eine Pigmentwanderung in sehr ausgebigem Maße stattfindet.

Einige gesunde, lebenskräftige Tiere von *Euscorpius carpathicus* wurden während 2 Stunden der grellen Mittagssonne ausgesetzt, andere für ebenso lange Zeit im Dunkeln gehalten. Dann wurden sie unter den gleichen Bedingungen abgetötet. Hierzu wurde heißer absoluter Alkohol benutzt, in den die Tiere nach vorhergehendem Anschneiden geworfen wurden.

Dieses Fixierungsmittel hat den Vorzug, äußerst rasch zu wirken und sofort das Pigment in seiner Lage zu fixieren, andererseits aber den Nachteil, das Chitin sehr spröde und zum Schneiden ungeeignet zu

machen. Infolgedessen mußte ich das Chitin absprengen, was gewöhnlich mit dem Verlust der Seitenaugen verknüpft war. Daher beschränkte ich meine Untersuchungen in der Hauptsache auf die Medianaugen.

Ehe ich nun die Wanderung des Pigments bespreche, will ich zunächst auf die morphologischen Verhältnisse der Pigmentlagerung näher eingehen.

In den Mittelaugen der Scorpioniden liegen zwischen den Retinulae Pigmentzellen, die Isolatoren zwischen diesen darstellen. Außerdem lagert Pigment in den Retinazellen, und besonders sind die postretinalen Zellen mit einem sehr starken Pigmentbelag versehen. Ein dünner Pigmentstreifen im Mesoderm folgt noch den Nerven. Chemisch sind die den 3 Arten Zellen eingelagerten Pigmentkörner verschieden. Ihre Resistenz gegen Säure ist ungleich. Entpigmentiert man einen Schnitt in Salpetersäure, so verschwindet zuerst das Pigment der Retinazellen, dann löst sich das der Pigmentzellen, während das der Postretina am längsten der Wirkung der Säure widersteht.

An der Pigmentwanderung hauptsächlich beteiligt sind die Granula der Pigmentzellen, in geringerem Maße nimmt das der Retinazellen daran teil. Demgegenüber zeigen die Granula der Postretina überhaupt keinen Ortswechsel.

Die Pigmentzellen haben, wie wir bereits sahen, zwerchsackförmige Gestalt. Treffen die Lichtstrahlen in starker Fülle das Auge, so wandert das Pigment zum größten Teil in die vordere Verdickung der Pigmentzelle (Fig. 8), so daß die hintere zwar nicht völlig pigmentfrei wird, doch aber einen wesentlich dünneren Pigmentbelag erhält. Ein ähnliches Verhalten, nämlich Vorwandern gegen den Glaskörper, zeigen auch die Pigmentkörner der Retinazellen. So entsteht durch die kolbigen, pigmentierten distalen Enden der Pigmentzellen im Verein mit dem Pigment der Retinazellen ein dichter Lichtschirm zwischen Glaskörper und den Rhabdomen.

[Hieraus erklärt es sich auch, daß alle früheren Forscher einen Pigmentbelag vor den Rhabdomen fanden. Sie untersuchten, wie leicht begreiflich, alle nur Tiere, die im Hellen fixiert waren.]

In der Dunkelheit dagegen zieht sich alles Pigment, sowohl das der Retina- als auch das der Pigmentzellen, hinter die Rhabdome zurück. Besonders sind nun die proximalen Keulen der Pigmentzellen dicht erfüllt.

Betrachtet man das Pigment sowohl eines frischen als auch



eines fixierten Auges im durchscheinenden Licht, so erscheint es tief braun bis dunkel schwarz; in auffallendem Licht leuchtet es in einem dunklen Orange bis zu einem hellen Gelb auf (Fig. 8 u. 9).

Im Lichtauge, wo sich das Pigment vor die Rhabdome geschoben hat, wird das Licht, das das Reizoptimum überschreitet, durch diesen Lichtschirm zurückgeworfen und auf diese Weise die recipierenden Elemente durch Reflexion in der gleichen Weise geschützt, wie es bei anderen Tieren durch Absorption geschieht. In der Dunkelstellung werden alle die Strahlen, die die Rhabdome schon durchsetzt haben, durch dieses Pigment, das jetzt als Tapetum bezeichnet werden darf, wieder zurückgeworfen.

So wird also hier von dem Pigment eine doppelte Aufgabe erfüllt, in die sich in dem Auge anderer Tiere meist zwei verschiedene Apparate, ein absorbierender und ein reflektierender, teilen.

Auch bei den Seitenaugen findet eine Pigmentwanderung statt, die ähnlich wie die der Hauptaugen verläuft.

Hier liegt alles Pigment in den Retinazellen, da weder Pigmentzellen noch eine postretinale Zellschicht vorhanden sind. In diesen vollzieht sich bei starker Belichtung des Auges ein Vorwandern der einzelnen Granula in den prähabdomeren Abschnitt der Zelle, und zwar derart, daß die mittleren Teile fast pigmentfrei werden, während das kolbige Hinterende noch eine relativ große Menge Körner enthält. Bei der Dunkelstellung dagegen zieht sich alles Pigment hinter die Stäbchen zurück. Auch bezüglich ihres Verhaltens gegen auffallendes und durchfallendes Licht gleichen die Granula denen der Hauptaugen.

### Literaturverzeichnis.

- V. ALTEN, H., 1910, Zur Phylogenie des Hymenopterengehirns, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 46, p. 511—550, tab. 18—21 und 28 Textfigg.
- BÉDAU, K., 1911, Das Facettenauge der Wasserwanzen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 97, p. 417—456, tab. 19—20 und 5 Textfigg.
- BRAUER, A., 1895, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions, II., *ibid.*, Vol. 59, p. 351—435, tab. 21—25.
- DEMOLL, R., 1909, Über die Augen und die Augenstielreflexe von *Squilla mantis*, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 171—221, tab. 13—14 und 6 Textfigg.
- , 1909, Die Augen von *Alciopa cantrainii*, *ibid.*, p. 651—686, tab. 42 und 4 Textfigg.

- DEMOLL R. und L. SCHEURING, 1912, Die Bedeutung der Ocellen der Insecten, *ibid.*, Vol. 31, Syst., p. 519—628 und 23 Textfigg.
- FOREL, A., 1886—1887, Sensations des Insectes, in: *Rec. zool. Suisse*, Vol. 4.
- GRABER, V., 1879, Über das unicorneale Tracheatenauge, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 17, p. 58—93, tab. 5—7.
- GRENACHER, H., 1879, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen, 188 p. und 11 Taf.
- , 1880, Über die Augen einiger Myriapoden, zugleich eine Entgegnung an Herrn Prof. Dr. V. GRABER in Czernowitz, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 18, p. 415—467, tab. 20—21.
- HESSE, R., 1901, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren, VII. Die Arthropoden-Augen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 70, p. 347—473, tab. 16—21 und 2 Textfigg.
- JONESCU, C. N., 1909, Vergleichende Untersuchungen über das Gehirn der Honigbiene, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 45, p. 111—180, tab. 10—14 und 13 Textfigg.
- KORSCHULT, E. und K. HEIDER, 1893, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Vol. 2, Jena 1893.
- KOWALEVSKY, A. O. und M. SCHULGIN, 1887, Zur Entwicklungsgeschichte des Scorpions (*Androctonus ornatus*), in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 6, p. 525—532.
- KRAEPELIN, K., 1899, Scorpiones und Pedipalpi, in: *Tierreich*, Lief. 8, 265 p., Berlin.
- LANKESTER, E. RAY and A. J. BOURNE, 1883, The minute structure of the lateral and central eyes of *Limulus* and *Scorpio*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 23, p. 177—212, tab. 10—12.
- LAURIE, M., 1890, The embryology of a Scorpion (*Euscorpius italicus*), *ibid.*, Vol. 31, p. 105—141, tab. 13—18.
- , 1891, Some points in the development of *Scorpio fulvipes*, *ibid.*, Vol. 32, p. 587—597, tab. 40.
- LEUNIS-LUDWIG, 1886, Synopsis der Thierkunde, Hannover.
- LINK, E., 1909, Über die Stirnagen der Neuropteren und Lepidopteren, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 27, Anat., p. 213—242, tab. 18—20 und 5 Textfigg.
- MARK, E. L., 1887, Simple eyes in Arthropods, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, Vol. 13, p. 49—105, tab. 1—5.
- MERTON, H., 1905, Über die Retina von *Nautilus* und einigen dibranchiaten Cephalopoden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 79, p. 341—396, tab. 27—29 und 2 Textfigg.
- METSCHNIKOFF, E., 1871, Die Embryologie des Skorpions, *ibid.*, Vol. 21, p. 204—232, tab. 14—17.

- PARKER, J. H., 1887, The eyes in Scorpions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 15, p. 173—208, 4 Taf.
- , 1891, The compound eyes in Crustaceans, *ibid.*, Vol. 21, p. 45—140, 10 Taf.
- PATTEN, W., 1886, Eyes of Molluscs and Arthropods, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 6, p. 542—756, tab. 28—32.
- PECKHAM, G. W. and E. G., 1894, Sense of right in Spiders, in: Trans. Wisconsin Acad., Vol. 10, p. 231—262.
- PLATEAU, F., 1897, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes, 2. partie, Vision chez les Arachnides, in: Bull. Acad. Sc. Belgique (3), Vol. 14, p. 545—596, tab. 2.
- POLICE, G., 1900, Ricerche sul sistema nervoso dell' *Euscorpius italicus*, in: Atti Accad. Sc. Napoli (2), Vol. 10, 12 p., 1 Taf.
- , 1908, Sugli occhi dello Scorpione, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., p. 1—70, tab. 1—2 und 3 Textfigg.
- PURCELL, F., 1894, Über den Bau der Phalangiden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, p. 1—53, tab. 1—2.
- RAINBOW, W. J., 1900, Notes and observations on the range of vision in some Araneidae, in: Rep. Meet. Australasian Assoc. Advanc. Sc., p. 655—661.
- SAINT REMY, G., 1887, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5, Suppl., Mém. 6, 273 p. und 14 Taf.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1884, Étude sur l'anatomie de l'Épeire, in: Ann. Sc. nat. (6), Zool., Vol. 7, Art. No. 1, 14 p., tab. 8.
- SZCZAWINSKA, V., 1890, Contribution à l'étude des yeux de quelques Crustacés et recherches sur le mouvement du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous l'influence de la lumière et de l'obscurité dans les yeux des Crustacés et des Arachnides, in: Arch. Biol., Vol. 10, p. 523—656, tab. 16—17.
-



## II. Die Augen der Pedipalpen.

(Taf. 36 u. 37 und 3 Textfig.)

Während über die Augen der Scorpione eine ganze Reihe ausführlicher Untersuchungen vorliegt, sind die Angaben über die Struktur der Augen ihrer nächsten Verwandten, der Pedipalpen, dürftig. In den verschiedenen Arbeiten über die Systematik und Morphologie der Pedipalpen finden wir nur zerstreut hin und wieder einige Notizen, die sich aber mehr auf die Zahl und Gruppierung der Augen beziehen als auf deren feineren Bau. Bezüglich ihrer Histologie und Entwicklungsgeschichte wird gewöhnlich die Analogie mit den Augen der Scorpioniden betont, ohne daß aber diese Behauptung eine eingehendere Prüfung erfahren hätte.

Vereinzelte Bemerkungen über Vorkommen, Entstehung und Ausbildung und über die Innervationsverhältnisse finden sich bei VAN DER HOEVEN (1842), BLANCHARD (1852), TARNANI (1896), LAURIE (1896), PEREYSLAWZEWA (1897 und 1901), GOUGH (1902), POCKOCK (1902), BÖRNER (1904) und HANSEN u. SÖRENSEN (1905). Die ausführlichste, bis jetzt vorliegende Arbeit, in der den Augen, speziell ihrer Entwicklung, weitgehende Beachtung geschenkt wird, ist die 1906 erschienene Abhandlung von SCHINKEWITSCH. Doch läßt diese, besonders bezüglich der histologischen Einzelheiten, so vieles unsicher und dunkel, daß eine erneute Untersuchung am Platze schien.

Leider mußte ich von vornherein darauf verzichten, meine Arbeit auch über die Ontogenese der Augen auszudehnen, da es mir an dem hierzu nötigen Material gebrach. Ja schon erwachsene Tiere waren, in der für histologische Untersuchungen erforderliche Erhaltung, schwer zu bekommen. Daß ich schließlich doch in den Stand gesetzt wurde, meine Arbeit in der vorliegenden Form auszuführen, danke ich zum großen Teil Herrn Prof. Dr. STREBEL in Bonn und Herrn Prof. Dr. KRAEPELIN in Hamburg, die mir beide in der lebenswürdigsten Weise Material zukommen ließen. Ersterem bin ich für die Überlassung sowohl von Spiritus- als auch von Sublimatmaterial von *Thelyphonus caudatus* verpflichtet, letzterem schulde ich für eine ganze Reihe verschiedener Uropygii und Amblypygii meinen aufrichtigsten Dank.

Außerdem fand ich noch in der hiesigen Institutssammlung 2 sehr gut erhaltene Exemplare von *Tarantula withei*.

Zum größten Teil waren alle die Tiere, obgleich Museums-

material. recht gut konserviert und ließen eine unzweideutige Erkennung und Deutung selbst der feineren Einzelheiten zu.

Meine Untersuchungen erstreckten sich auf folgende Arten: *Thelyphonus caudatus* L., *Typopeltis stimpsoni* WOOD, *Mastigoproctus proscorpio* LATR., *Tarantula withei* GERV., *Tarantula margine-maculata* C. KOCH, *Tarantula pulmata-barbodensis* Poc., *Charon gragi* GERV. (juv.) und *Titanodamon medius-johnstoni* Poc.

Die Anfertigung von Schnitten ist bei Pedipalpen durch den flachen Thorax, in den das Entosternitskelet tief eindringt, noch mehr erschwert als bei Scorpioniden. Dieser Umstand verdarb mir manches Präparat, bei dem ich versuchte, das Chitin von dem Thorax ab- und aus ihm herauszusprengen. Doch gelang dies hin und wieder. Außerdem gab die Einbettung in Celloidin-Paraffin und das Schneiden mit schräggestelltem Messer meist befriedigende Resultate. Im übrigen waren, was Entpigmentierung und Färbung anbetrifft, die Methoden dieselben, wie ich sie bei Scorpionen anwandte.

### Topographie der Augen.

Nach ihrer Stellung lassen sich die Augen der Pedipalpen, geradeso wie die der Scorpioniden, in Frontal- und Lateralaugen scheiden. Erstere liegen auf einer kleinen Erhöhung in der Medianebene, nahe dem vorderen Cephalothoraxrande. Letztere sitzen zu je 3 Stück in der Nähe des seitlichen Randes (Textfig. J). Ein

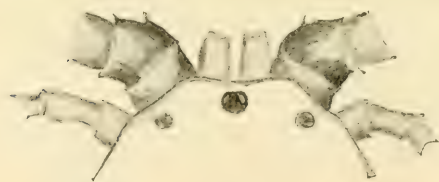


Fig. J.

Schema der Augenstellung der Amblypygii nach *Tarantula margine-maculata*.

systematischer Unterschied in der Stellung besteht nur insofern bei den beiden Subfamilien der Pedipalpen, als bei den Uropygii die Seitenaugen ziemlich weit an den lateralen Rand des Cephalothorax rücken, während sie bei den Amblypygii etwas mehr in die Nähe der Median-

linie zu liegen kommen. Von außen erscheinen die Frontalaugen hellbraun bis dunkel, nur die Peripherie ist heller; die Seitenaugen sind immer weiß bis gelb und stark leuchtend.

Die Zahl der Augen ist bei den Pedipalpen ziemlich konstant. Immer sind 2 Mittelaugen vorhanden. Für die Seitenaugen gab ich oben die Zahl 3 an; jedoch zeigen sich hin und wieder Abweichungen von der Norm. HANSEN u. SÖRENSEN glauben deshalb annehmen zu

dürfen, daß 3 nicht die typische Anzahl für die Seitenaugen darstelle. MARX hatte schon 1886 bei *Mastigoproctus giganteus* LUC. 5 Seitenaugen in einer Gruppe gefunden, und 1893 beobachtete HANSEN 2 kleine Augen neben den 3 großen bei *Thelyphonus sepiaris*. Ebenso hat *Hypoctonus rangunensis* 5 Augen. „And we think therefore that five eyes in each group are present in all Oxopoei.“

Es stand mir leider keine der 3 Arten zur Verfügung, um nachzuprüfen, in wie weit die Angaben von einer Gruppierung zu fünf zu Recht bestehen. Möglich ist es, daß ähnlich wie bei Scorpioniden auch hier eine Rückbildung der Seitenaugen im Gange ist oder war und daß die Zahl 5 ursprünglichere Verhältnisse darstellt. Jedoch konnte ich bei den von mir untersuchten Arten keine Reste eines 4. oder 5. Seitenauges finden, obwohl sich darunter auch ein *Mastigoproctus* (*M. proscorpio*) befand und ich doch auch *Thelyphonus caudatus* in mehreren Exemplaren eingehend studierte. Immerhin darf aber nach dem, was wir bei Scorpionen gesehen haben, eine Differenz in der Anzahl der Augen innerhalb desselben Genus nicht als unmöglich angesehen werden.

### Frontalaugen.

Wenden wir uns dem Bau der Frontalaugen zu, so erscheint es hier angebracht, etwas auf die bisherigen Angaben einzugehen.

Die meisten früheren Untersuchungen sind mehr systematischer oder ontogenetischer Art. Da ich nun, wie schon erwähnt, aus Mangel an geeignetem Material auf die Augenentwicklung nicht eingehen konnte, so will ich hier nur die Resultate erwähnen, die schon einen Schluß auf den definitiven Bau der Augen zulassen.

VAN DER HOEVEN (1842) gibt nur eine Beschreibung der Linse, wie sich diese von außen darstellt. Nach CHATIN ähneln die „quatre paires d'organes“, durch die „la vue s'exerce“, in ihrer Struktur den Augen der Scorpioniden und Mygaliden. TARNANI (1896) kommt wie LAURIE (1896) zu der Ansicht, daß die Mittelaugen der Pedipalpen, wie die Hauptaugen der Scorpione und Spinnen, aus einer Inversion der Hypodermis entstehen. Es wäre also für sie eine Dreischichtigkeit zu erwarten.

Nach PEREYSLAWZEWA (1897 u. 1901) differenzieren sich die Mittelaugen aus dem oberen vorderen Teil der Gehirnanlage. Nach ihrer Zeichnung eines Frontalauges von einem weit vorgeschrittenen Embryo von *Damon medius*, die viel klarer ist als der dazugehörige



Text, kann man 4 Arten von Zellen in den Medianaugen des erwachsenen Tieres unterscheiden (p. 294, tab. 13, fig. 78). Auf diese Befunde komme ich später nochmals zurück.

GOUGH (1902) findet, daß die Bildung der Augen der Pedipalpen sich so vollzieht, wie sie BRAUER für die der Scorpioniden beschreibt (p. 615). Es entstehen 3 Lagen (p. 620), „the corneal, the retinal and the subretinal layer“, letzteres von den anderen durch einen Spalt getrennt. Das „stratum corneum“ besteht aus einer Lage Kerne, vor der sich Chitin anlegt. Die Retina ist in ihrem vorderen Teil stark pigmentiert. Unter sich sind die beiden Augen durch eine unpigmentierte Lamelle getrennt. Das „subretinal layer“ ähnelt der Hypodermis. Er ist jedoch nicht in der Lage zu erklären, wie diese Verhältnisse aus den vorhergehenden Stadien entstanden sind.

SCHIMKEWITSCH veröffentlichte 1903 eine vorläufige Mitteilung in: Zool. Anz. „Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus“. Danach entstehen die Mittelaugen, d. h. der retinale Teil derselben, aus der oberen Wand der Frontalgruben. An der Annäherungsstelle an die Hypodermis wird diese zu einem Glaskörper umgebildet. In seiner Hauptarbeit (1906) bringt SCHIMKEWITSCH diese Resultate in vollständigere Form. Er untersucht aber auch noch ältere Stadien und gibt eine Beschreibung (p. 38) und Abbildung (fig. 43) von den Mittelaugen eines fast erwachsenen Embryos.

Bezüglich ihrer Färbbarkeit differenzieren sich nach ihm die Retinazellkerne in eine proximale stark färbbare Reihe und eine distale blässere. Zwischen der Retina und der einschichtigen perineuralen Zellenlage bleibt eine Höhle. Er unterscheidet — von innen nach außen:

1. eine perineurale Schicht;
2. einen retinalen Abschnitt, in dem a) recipierende Zellen mit mattfärbbaren Kernen und b) Pigmentzellen mit stark tingierbaren Kernen vorhanden sind;
3. eine kernlose Schicht, die sich an den von oben hinten eintretenden Sehnerven anschließt.

Auf dieser Schichtenfolge liegt der Glaskörper, dessen Zellen vor der Linsensecretion hoch sind, später aber niedrig werden. Auffallend ist, daß seine Zeichnungen, sowohl die der Haupt- als auch Nebenaugen, weit mehr den wirklichen Verhältnissen entsprechen als seine manchmal etwas dunkel gehaltenen Beschrei-

bungen. Bisweilen ist es nur möglich, sich nach seinen Zeichnungen zu orientieren, die viel klarer sind als der Text.

Von fast allen früheren Forschern wird also, sowohl was die Entwicklung als auch was die Ausbildung der Mittelaugen der Pedipalpen anbetrifft, die Ähnlichkeit mit den gleichen Gebilden der Scorpione hervorgehoben. Dies nicht mit Unrecht.

Jedem muß beim ersten Anblick eines Quer- oder Sagittalschnittes durch ein Medianauge eines Pedipalpen die Ähnlichkeit mit den Hauptaugen der Scorpioniden auffallen. Besonders trifft dies für die Gestalt des ganzen Augenbeckers der Retina- und Postretinazellen zu, während die Pigmentzellen in ihrer Ausbildung und Lage etwas von denen der Scorpione verschieden sind. Die größten Differenzen weisen jedoch Linse und Glaskörper auf.

Die Augen der *Amblypygii* gleichen denen der *Uropygii* derart, daß sie gemeinsam beschrieben werden können.

### Linse und Glaskörper.

Linse und Glaskörper stehen in so engen Beziehungen zueinander, daß sie in der Beschreibung kaum voneinander getrennt werden können. Es ist nämlich zwischen beiden eine gegenseitige Vertretung zu beobachten. Diese führt zu zwei extrem verschiedenen histologischen Bildern, die durch Übergänge miteinander verbunden sind.

Einerseits findet nämlich eine Ergänzung des Glaskörpers durch die Linse, andererseits ein Stellvertreten der Linse durch den Glaskörper statt. Gehen wir zunächst auf die wahrscheinlich ursprünglichen Verhältnisse ein, wie wir sie bei Scorpionen gefunden haben. Bei *Tarantula palmata* (Fig. 10) stellt die Linse eine bikonvexe Verdickung der Cuticula dar. Die innere Krümmung ist stärker als die äußere, und die 3 Chitinlamellen und deren Schichten, die die Cuticula aufbauen, lassen sich deutlich in ihr erkennen. Die untere Schicht hat den größten Anteil an der Linsenbildung. Die Glaskörperzellen, die eine direkte Fortsetzung der Hypodermiszellen sind, nehmen etwas längere, cylindrische Gestalt an als diese. Ihr Plasma wird durchsichtiger und bis auf einen proximalen Teil stark reduziert. Die Kerne sind etwas weniger stark tingierbar als die Hypodermiszellkerne und werden runder als diese. Linse und Glaskörper zeigen also Gestalt und Aussehen, wie wir es von anderen Arachniden her gewöhnt sind.

Diese Verhältnisse scheinen jedoch nur bei wenigen Pedipalpen

gewahrt zu bleiben. Weit öfter fand ich die Ausbildung des dioptrischen Apparats derart abgeändert, daß ein besonders ungebildeter Teil der Linse an Stelle des stark reduzierten Glaskörpers tritt. Diese Verhältnisse sind z. B. *Thelyphonus caudatus* und bei *Typopeltis stimpsoni* ausgebildet (Fig. 9). Hier ist ebenfalls eine bikonvexe Linse von ähnlicher Form wie bei *Tarantula palmata* vorhanden. Doch schließt sich hier an die gewöhnlichen drei Schichten noch eine vierte an. Diese hat hyalines Aussehen mit nur schwach erkennbarer Schichtung und ist proximal nicht scharf begrenzt. Ihre Färbbarkeit ist eine mäßige und besonders gegen den Rand zu sehr schwach. Unter dieser vierschichtigen Linse liegt ein ganz niedriger Glaskörper, dessen Zellen viel kürzer sind als die der Hypodermis und gerade noch die runden Kerne einschließen, die sogar manchmal kleine Ausbuchtungen der vorderen Membran bedingen. Die starke Rückbildung des Glaskörpers hat die eigenartige Differenzierung der Linse zur Folge, die darin besteht, daß sich nach innen eine wohl schwach lichtbrechende, weiche, aber ziemlich mächtige Schicht bildet, die die Rolle des Glaskörpers zu übernehmen imstande ist.

Auf der anderen Seite ist bei *Titanodamon medius-johnstoni* wohl noch außen über dem Auge eine konvexe Erhebung vorhanden, die eine cuticulare Linse vermuten läßt. In Wirklichkeit geht aber hier das Körperintegument kaum verdickt über den stark hervorgewölbten Glaskörper (Fig. 11) hinweg. Dieser hat durchaus nicht mehr die von anderen Arachniden her gewohnte Gestalt und Ausbildung, sondern erinnert an die Linsenbildung durch die umgewandelte Hypodermis, wie wir dies von den Ocellen der Ephemeriden (siehe HESSE und LINK) her kennen.

Die Glaskörperzellen werden viel länger als die gewöhnlichen Hypodermiszellen. Es gelang mir nicht, Schnitte zu gewinnen, auf denen die Zellen ihrer ganzen Länge nach getroffen waren; dennoch vermute ich, daß die Einschichtigkeit der Lagen nicht aufgegeben ist, da man sonst auch in der Mitte derselben Kerne hätte finden müssen, was nie der Fall war. In ihrer Gestalt unterscheiden sich diese Kerne von den gewöhnlichen Hypodermiszellkernen durch ihre etwas rundere Form: auch ist ihre Affinität zu Farbstoffen etwas geringer als die jener.

Da also hier jede Andeutung einer bikonvexen Linse fehlt, so muß der linsenartig ausgebildete Glaskörper die Funktionen des dioptrischen Apparats übernehmen.



Am Rande des Glaskörpers liegt bei allen Formen ein starker peripherer Pigmentgürtel, die Iris.

Zwischen Glaskörper und Retina zieht sich eine trennende Lamelle hin, die präretinale Membran. Diese besteht ähnlich wie die der Skorpione aus zwei einander fest anliegenden Lamellen. Die distale ist bei weitem die stärkere (Fig. 1, 2, 3, 4 *Pr. M.*). Sie ist die direkte Fortsetzung der Basalmembran der Hypodermis. Die proximale dünnere stellt die Frontalmembran der die Retina bildenden Zellen dar. Sie steht in kontinuierlichem Zusammenhang mit der später zu beschreibenden postretinalen Membran. An dem Augenrande, wo sich beide Lamellen, d. h. die hypodermale Basalmembran und die postretinale Lamelle, treffen, sind beide abgeschlossen und bilden eine fibrillenartige Lage wie bei Skorpioniden (Fig. 3). Kerne mesodermalen Ursprungs, wie sie sich dort finden, konnte ich hier nicht mit Sicherheit nachweisen.

### Retina.

Auf die präretinale Membran folgt der große Komplex der die Retina bildenden Zellen. Auf den ersten Blick fallen hier zweierlei Kerne auf, die sich in zwei Lagen scheiden. Die proximale Reihe besteht aus runden, schwach färbbaren Kernen, während die der distalen längliche Gestalt und starke Affinität zu Farbstoffen haben.

Schon PEREYSLAWZEWA zeichnet zwei Lagen Kerne (fig. 78, taf. 13). Doch ist die Beschreibung, die sie dazu gibt (p. 294), nicht ganz klar, da sie nicht von differenten Zellen, sondern nur von je zwei verschiedenen „couches pigmentaires“ und „zones claires“ spricht.

Ähnlich ist es mit SCHIMKEWITSCH. Seine figg. 43, 49 u. 50, taf. 3 lassen deutlich drei Zonen in der Retina erkennen. p. 38 äußert er sich dahin: „In dem retinalen Teil des Auges kann man . . . zwei Abschnitte unterscheiden, einen äußeren oder oberen und einen inneren oder unteren“ . . . Die „untere Schicht“ besteht „wahrscheinlich aus recipierenden Zellen“, die „obere aus verlängerten Pigmentzellen. Noch weiter oberhalb der Pigmentschicht liegt eine Schicht ohne Kerne, an welche sich unmittelbar der von hinten eintretende Sehnerv anschließt.“

Wir finden hier also zum ersten Male eine Trennung in recipierende und pigmenttragende Zellen. Diese Unterscheidung besteht vollkommen zu Recht, und auch insofern vermutet SCHIMKEWITSCH das Richtige, als er die obere Kernreihe den letzteren, die

untere den ersteren zurechnet. Über die Gestalt und gegenseitige Lagerung beider gibt er jedoch keine Auskunft. Außerdem hat er nicht gesehen, daß seine dritte kernlose Schicht, die sich an den Nerven anschließt, die Rhabdomschicht darstellt und in einem direkten Zusammenhange mit den recipierenden steht.

Wenden wir uns zunächst den eigentlichen Retinazellen zu, d. h. den rhabdomtragenden Elementen des Auges. Bei den Mittelaugen der Scorpione konnten wir beobachten, daß hier eine ausgesprochene Neigung der Retinazellen bestand, sich zu Fünfer-Gruppen zusammen zu legen und so eine fünfteilige Retinula zu bilden. Eine ähnliche Erscheinung kann man auch für die recipierenden Elemente der Frontalaugen der Pedipalpen konstatieren. Doch ist hier das Bestreben, immer gleichartige und gleichstrahlige Retinulae zu bilden, nicht so fixiert wie dort. Vielmehr ist bei dem Zusammenlegen einer Anzahl verschiedener Sehzellen eine ziemlich große Inkonstanz bezüglich der Zahl die Regel.

Die Figg. 6 u. 7 zeigen Querschnitte durch die Rhabdomregion von *Thelyphonus caudatus* und von *Tarantula palmata*. Man ersieht daraus, daß bei ersteren die Rhobdome zwei- bis achteitlig sind, während bei letzterem eine Dreistrahligkeit vorherrscht. Diese Zahlen gelten nicht nur für diese beiden Vertreter, sondern im allgemeinen ist die Zahl der einzelnen Rhabdomere bei den Uropygii weit variabler als bei den Amblypygii. Hier herrscht die Zahl 3; nur in wenigen Fällen lassen sich 4—5 Rhabdomere beobachten. Dort finden sich nebeneinander zwei- bis achtstrahlige Gruppen, ja dann und wann sind auch zehnnarmige Stäbchen zu sehen. Ein Dominieren einer bestimmten Zahl findet nicht statt, nur sind die mittleren Werte häufiger als die Maximal- und Minimalgrößen.

Auf die feinere Struktur der Rhabdome komme ich nach der Besprechung der Retinazelle zurück.

Die rhabdomtragenden Zellen sind innerhalb der Retina bei weitem häufiger als die Pigmentzellen (Fig. 1, 2 u. 4). Von diesen unterscheiden sie sich sehr deutlich. Ihre Gestalt ist lang, keulenförmig. Jedoch sind die einzelnen Zellen nicht gleich lang, sondern drängen sich aneinander vorbei, wodurch sie häufig zu kleineren Biegungen und Windungen gezwungen werden. Der proximale, dickere Teil trägt den fast ganz kugligen Kern. Dieser ist chromatinarm und infolgedessen wenig tingierbar. Deutlich erkennt man in ihm immer 1—2 Nucleoli. Er liegt in einem fein granulierten Plasma, das sich mit Eisenhämatoxylin dunkler färbt als die

übrigen Teile der Zelle (mit Ausnahme der Rhabdome), weiter distal verschmälert sich die Retinazelle, und ihr Plasma nimmt fibrilläre Struktur an. Die einzelnen die Retina bildenden Zellen legen sich gegeneinander, und an den Berührungsflächen werden die Rhabdomere ausgebildet. Nach oben zu wird das Plasma der Retinazelle wieder feiner und bildet vor dem Rhabdom einen nur kurzen, präbaccillären Abschnitt.

Die einzelnen Retinulae lassen auf dem Querschnitt noch deutlich die sie bildenden Zellen erkennen. Häufig kommt es vor, daß 2—3 nebeneinanderliegende Rhabdome distal miteinander teilweise verwachsen.

Die Innervation der Retinazellen erfolgt ähnlich wie bei Scorpioniden. Der von hinten oben in das Auge eintretende Sehnerv teilt sich in mehrere Äste, die in zwei Drittel der Höhe der Retinazellen direkt unter dem rhabdomtragenden Teil hinziehen. Diese Äste spalten sich in einzelne Fasern auf, die zu den einzelnen Retinazellen gehen und in diese direkt unter dem Rhabdom eindringen. Wieviel Fibrillen zu einer Zelle ziehen, ob eine oder mehrere, kann ich nicht mit Sicherheit sagen, da in diesem Teil das ganze Plasma fibrilläre Struktur hat und der Erhaltungszustand meines Materials doch nicht derart war, daß Nervenfasern von Plasmazügen zu unterscheiden waren. Es scheint mir, daß die Fibrillen (ob eine oder mehrere für eine Zelle?) an den einander anliegenden Wänden entlang laufen, ähnlich wie bei Scorpioniden (HESSE, p. 440), und sich dann aufspalten.

Die Rhabdome lassen, wie schon erwähnt, deutlich den Aufbau aus einzelnen Rhabdomen sowohl auf Quer- als auch auf Längsschnitten erkennen (Fig. 4, 6 u. 7). Betrachten wir uns zunächst einen Längsschnitt, auf dem ein Strahl, d. h. zwei Rhabdomere eines Rhabdoms, angeschnitten ist. Wir sehen in der Mitte einen schmalen hellen Hof, in dem eine feine dunkle Kontur läuft, die Trennungslinie der beiden Rhabdomere resp. Retinazellen. Links und rechts von dieser schmalen Zone folgt je ein breites dunkles Band, das deutlich einen Stiftchensaum erkennen läßt (Fig. 4).

Auf Querschnitten (Fig. 6 u. 7) sind die Trennungslinien der Rhabdomere immer deutlich zu erkennen, ebenso lassen sich die Stiftchensäume unzweifelhaft feststellen. Nur ist der mittlere helle Hof häufig schwer und nur unklar sichtbar.

Weiter fallen in den Rhabdomen runde helle Hohlräume auf.



Doch möchte ich diese, gerade so wie die bei Scorpioniden, als Fixierungsprodukte ansprechen.

Ein interrhabdomerer Hohlraum an der Stelle, wo alle Rhabdome einer Retinulae zusammenstoßen, ist teilweise vorhanden, doch will ich es dahingestellt sein lassen, inwieweit es sich auch hier um ein Artefakt handelt.

Bei Scorpionen fallen uns häufig in den Retinazellen stark lichtbrechende Gebilde, die Phaosphären, auf. Auch bei Pedipalpen, so z. B. bei *Tarantula palmata*, konnte ich diese sonderbaren Kugeln beobachten, und wieder ist weder ihre Lage noch ihre Gestalt in der Zelle irgendwie fixiert. Einige liegen vor, einige hinter den Kernen.

Weiter findet man bisweilen kleine sich dunkler als das Plasma färbende Körperchen, die vorzugsweise in der Nähe der Kerne liegen. Die Zahl derselben ist verschieden und schwankt zwischen 1—6 (Fig. 4). Bei starker Vergrößerung (Fig. 8) lassen sie einen inneren ziemlich scharf abgegrenzten helleren Kern erkennen, der von einer dunkleren Zone umgeben wird. Diese wird nach dem Rande zu lichter und geht mit unsicherer Kontur in das Zellplasma über.

Ob man es hier mit Vorbildungsstadien von Phaosphären zu tun hat, ist mir völlig unsicher.

### Pigmentzellen.

Zwischen den Retinazellen liegen langgestreckte, schmale Pigmentzellen (Fig. 1, 2, 3, 4), die sich zwischen erstere einschieben und die Zwischenräume zwischen diesen ausfüllen. Ihre Anwesenheit verrät sich schon durch das in ihnen liegende Pigment und dann durch die Form und Färbbarkeit ihrer Kerne, die im ausgebildeten Zustande von dem der Retinazellen abweichen. Die Gestalt der Pigmentzellen ist im wesentlichen diejenige, wie wir sie bei Scorpioniden (S. 566) gefunden haben, d. h. die einer Doppelkeule mit dünnem Verbindungsstück. Nur ist hier die typische Zwerchsackgestalt nicht so gut ausgeprägt wie dort. Der proximale Abschnitt ist hier viel länger als der distale und auch mehr spindel- als keulenförmig. Infolgedessen liegen auch die Kerne nicht so schön in einer Reihe, wie dies bei Scorpionen der Fall ist, sondern sie sind in verschiedener Höhe fest zwischen die Retinazellen eingekeilt. Ihre Gestalt ist länglich, elliptisch. Sie sind stark färbbar und lassen nur selten einen deutlichen Nucleolus erkennen (Fig. 4, tab. 36).

Das Plasma der Pigmentzellen ist durchweg fein fibrillär. Der

die beiden Keulen verbindende mittlere Teil ist sehr dünn. Der distale breite Abschnitt legt sich schirmartig vor die Retinazellen.

Das Pigment besteht aus Granula von tief dunkelbrauner bis dunkel rotgelber Farbe. Jedoch konnte ich nicht beobachten, daß es im auffallenden Lichte eine andere Farbe zeigte als im durchfallenden, wie dies bei Skorpionen der Fall war.

Ebenso konnte ich keine Versuche über die Wanderung des Pigments in den Augen anstellen, da mir keine lebenden Tiere zur Verfügung standen. Doch bin ich geneigt, eine solche bestimmt anzunehmen, da auf meinen nicht entpigmentierten Präparaten bald das Pigment vor, bald hinter den Rhabdomen lag. Es ist anzunehmen, daß die Tiere entweder in der Hell- oder Dunkelstellung konserviert waren. Über die weitere Verteilung des Pigments werde ich später noch einiges zu sagen haben.

Die Retinae der beiden Frontalangen liegen, wie die der Skorpione, in einer gemeinsamen Augenkapsel. Wohl spricht SCHIMKEWITSCH von einer pigmentlosen Lamelle zwischen den Retinae. Ich konnte nun tatsächlich in einigen Fällen schwache Reste einer derartigen Trennungsmembran bei *Typopeltis* beobachten. Wahrscheinlich tritt hier dasselbe ein wie bei Skorpioniden, nämlich daß in der Jugend diese trennende Lamelle vorhanden ist, später aber resorbiert wird. Der Augenkapsel liegen die Retinazellen nur in den lateralen Partien an. Sonst sind sie sowohl von dieser als auch die beiden Retinae unter sich durch einen Abstand getrennt (Fig. 1). Dieser Zwischenraum, der schon von SCHIMKEWITSCH für *Thelyphonus caudatus* erwähnt wird, enthielt bei allen von mir untersuchten Tieren ein feines Gerinnsel. Ich nehme deshalb an, daß man es hier mit einer großen Blutlacune zu tun hat, von der die Retinae umspült werden.

Nach vorn wird dieser Hohlraum abgeschlossen durch die beiden Augen und durch die zwischen ihnen liegende Strecke von Hypodermis. Letztere erhält hierbei durch ein starkes mesodermales Zellenlager eine nachhaltige Unterstützung (Fig. 1). Nach hinten bildet die Postretina mit ihrer Membran den Abschluß.

Diese Postretina wird sowohl von PEREYSLANZEWA als auch von SCHIMKEWITSCH erwähnt und gezeichnet. Die Beschreibung der ersteren ist durch mangelhafte Zeichenerklärung und Buchstabenverwechslung kaum verständlich und bezieht sich auch mehr auf die Herkunft der Postretina als auf deren Ausbildung. Letzterer gibt in fig. 50 eine ziemlich übersichtliche Zeichnung eines „perineuralen

Abschnittes der Retina“ und beschreibt seine Herkunft (p. 36—38). Zu diesem perineuralen Teil gehören auch (nach SCHIMKEWITSCH) die peripheren Pigmentzellen des Augenbeckers. Die eigentliche Postretina aber ist pigmentfrei.

Die Gestalt der Postretina ähnelt im ausgebildeten Zustande sehr derjenigen der Scorpione. Wieder finden wir eine einschichtige Zellenlage, deren einzelne Zellen nicht durch deutliche Grenzen voneinander getrennt sind, sondern vielmehr ein feines verfilztes Gewebe darstellen, das sich auch nach vorn gegen die Blutlacune in feinen Fortsätzen nur allmählich verliert (Fig. 5). Die Kerne sind flach elliptisch und stark färbbar. Nach der Seite wird die ganze Schicht niedriger, und die Kerne legen sich mehr ihrer Basalmembran an.

Die postretinale Membran geht, wie schon erwähnt, sowohl in die präretinale als auch in die Basalmembran der Hypodermis über. Von außen wird sie durch angelagerte Mesodermzellen verstärkt, genau wie dies bei Scorpioniden der Fall ist. Nach oben hinten, wo der Zwischenraum zwischen Retina und Postretina nur ein geringer ist, wird letztere zweimal von der Mitte her durchbrochen und gewährt den beiden Augennerven Eintritt (Fig. 1).

Über das Verhalten dieser innerhalb des Auges habe ich schon S. 596 gesprochen, von ihrem weiteren Verlauf und ihrem Einstrahlen ins Gehirn wird später noch kurz die Rede sein.

### Seitenaugen.

Haben wir gesehen, daß die Frontalaugen der Pedipalpen mit denen der Scorpioniden recht viel Ähnlichkeit haben, so ist dies bei den Seitenaugen durchaus nicht der Fall.

Die Angaben, die über die Seitenaugen vorliegen, sind noch dürftiger als die über Frontalaugen. Nur PEREYSLAWZEWA und SCHIMKEWITSCH äußern sich über ihre Bildung und geben auch Zeichnungen von dem Auge nahezu erwachsener Tiere. Aber sowohl die Angaben als auch die Abbildungen der ersteren sind unverständlich. So sind nicht allein die Figurennummern, sondern auch die erklärenden Buchstaben verwechselt, ja auch die fig. 84 selbst, auf die sich scheinbar der Text p. 295 beziehen soll, ist nicht klar. Ich verzichte deshalb darauf, die Meinung dieser Forscherin hier zu zitieren.

Etwas mehr den wirklichen Verhältnissen entsprechen die Zeichnung und Beschreibung, die SCHIMKEWITSCH (fig. 36, tab. 3 und p. 36) von einem weit vorgeschrittenen Entwicklungsstadium von *Thely-*



*phonus caudatus* gibt. Nach ihm entstehen die Seitenaugen durch eine Invagination ohne Invaginationshöhle aus einer verdickten Partie der Hypodermis. „Die becherförmige Anlage stellt den retinalen Teil des Auges dar. Die demselben anliegenden Zellen des Ectoderms ziehen sich in die Länge und die der Anlage zunächst liegenden Zellen bilden den perineuralen Teil des Auges. Bei älteren Larven sind diese Teile des Auges deutlich ausgesprochen (fig. 56). Wahrscheinlich ist auch die äußere die Seitenaugen einhüllende Schicht von Pigmentzellen ebenfalls perineuralen Ursprungs. In dem tieferen Teil des Auges ist sie durch eine faserige, wahrscheinlich durch die Verästelung der Augennerven gebildete Schicht von der Retina getrennt.“

SCHINKEWITSCH ist also selbst weder über die Herkunft der einzelnen Teile noch über deren Eigenschaften und gegenseitiges Verhalten ganz im Klaren. In seiner fig. 36 kann man wohl deutlich die das Auge zusammensetzenden Teile erkennen. Wir werden zu prüfen haben, inwieweit seine Erklärung und Beschreibung Gültigkeit hat.

Betrachtet man einen Sagittalschnitt durch die 3 Seitenaugen eines Pedipalpen (Fig. 12), so ergibt sich daraus ihr gegenseitiges Lagenverhältnis. Während ein Augenbecher median getroffen ist, bieten die beiden anderen schiefe Querschnitte dar. Weiter ersieht man aus der Figur, daß, wenn die Retina längs geschnitten ist, dies nicht auch für die Linse der Fall ist. Es muß also die Hauptsehrichtung der 3 Augen eine verschiedene sein.

Auf diesen Punkt gehe ich später noch ausführlicher ein.

Der Bau der Seitenaugen ist in den beiden Familien der Pedipalpen der gleiche. Immer lassen sich 4 Schichten unterscheiden: 1. Glaskörper, 2. Retina, 3. Tapetum, 4. Postretina.

Die Linse stellt durchweg eine bikonvexe Verdickung der Cuticula dar, die die 3 chitinösen Lamellen derselben deutlich erkennen läßt. Die äußere Krümmung ist stärker als die innere. Die durchschnittliche Gestalt ist die, wie sie sich in Fig. 10 u. 12 für das mittlere Auge darstellt. Eine Beziehung mit dem Glaskörper, wie sie bei den Frontalaugen zu beobachten war, konnte ich bei den Seitenaugen nicht finden. Vielmehr wiesen die Linse sowohl als auch der Glaskörper bei allen von mir untersuchten Arten die gleiche Gestalt auf. Daß bei dem dritten Auge in Fig. 12 die Linse so groß erscheint, liegt daran, daß sie sehr schief getroffen ist.

Der Glaskörper, der die direkte Fortsetzung der Hypodermis

darstellt, überlagert in gleicher Ausbildung die drei Augenbecher. Sein Aussehen gegenüber der Hypodermis ist nicht viel verändert; nur sind die einzelnen Zellen etwas niedriger geworden. Die Kerne weisen mehr runde Formen auf als die gewöhnlichen hypodermalen Kerne; auch ist ihre Färbbarkeit gegenüber diesen geringer (Fig. 13).

Zwischen Glaskörper und Retina zieht sich gerade wie bei den Hauptaugen eine präretinale Membran hin (Fig. 13 u. 14). Diese weicht jedoch in ihrer Struktur etwas von jener ab. Besonders lassen sich keine zwei Lamellen unterscheiden, oder es ist die proximale so dünn, daß sie von der distalen nicht getrennt werden kann. Sicher ist die Membran völlig kernlos. An der Seite geht sie in die Basalmembran der Hypodermis über und steht auch mit der postretinalen Membran in Verbindung. Die Übergangsstelle ist gerade wie bei den Hauptaugen durch eine Aufschleißung der beiden Lamellen kenntlich.

Auf die präretinale Membran folgen die Retinazellen, die ein wesentlich anderes Verhalten zeigen als die der Hauptaugen. Die einfallenden Lichtstrahlen müssen erst sowohl die Retinazelle als auch die Nervenschicht durchsetzen, ehe sie zu den recipierenden Elementen gelangen. Die Lage der Rhabdome ist (mit GRENACHER gesprochen) eine postnucleare (Fig. 12, 13, 14, 15).

Innerhalb der Retina treffen wir nur eine Art von Zellen an. Alle tragen Rhabdome. Von einer Gruppierung derselben zu Retinulae ist jedoch nichts zu bemerken.

Jede einzelne Retinazelle hat die Form einer sich schwach verjüngenden Keule (Fig. 15), deren dünnerer Teil in den Augenbecher hineinragt. In dem distalen dickeren Ende liegt der Kern. Dieser ist ziemlich chromatinarm, hat aber meist einen deutlichen Nucleolus. Das Plasma der Retinazelle ist in ihrem distalen Teil fein granuliert und mit Eisenhämatoxylin ziemlich stark färbbar. Weiter proximal wird es immer mehr fibrillär, um in dem rhabdomtragenden Abschnitt wieder fein strukturiert zu sein. In diesem letzten Drittel ist an jeder Retinazelle, sowohl auf Längs- als auch auf Querschnitten, ein deutlicher, peripherer Stiftchensaum zu erkennen (Fig. 14 u. 15). Die einzelnen Zellen legen sich fest gegeneinander und deformieren dabei sich sowohl als ihre Rhabdome. Man erhält infolgedessen auf Querschnitten durch das Auge, besonders durch die Rhabdomregion, wabenartige Bilder (Fig. 13).

Die Innervierung der Retinazellen erfolgt, wie schon erwähnt, von distal. Der Nerv tritt von vorn in den Augenbecher ein (Textfig. K),

direkt unter den Retinazellkernen, teilt sich hier in einzelne Fasern auf, die ungefähr in derselben Höhe zu den einzelnen Zellen ziehen (Fig. 14). Die Fasern dringen in die Zellen ein und ziehen wahrscheinlich in der Mitte derselben bis zu der Rhabdomregion, wo sie den peripheren Stiftchensaum bilden.

Auf die Retina folgt eine fibrilläre Lage, die SCHIMKEWITSCH als die aufgespaltenen Fasern des Nervus opticus ansah. In Wirklichkeit haben wir es aber hier mit einem sehr starken Tapetum zu tun (Fig. 12, 13, 14). Diesem ist der für die Seitenaugen schon

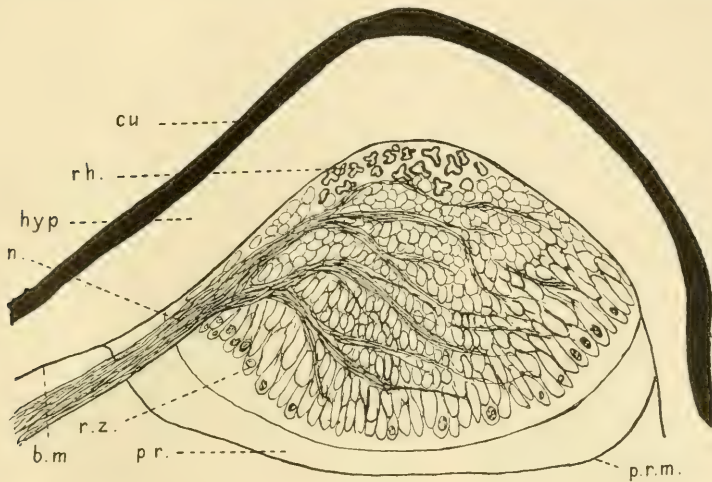


Fig. K.

Schema der Innervation der Hauptaugen.

Nach einem etwas schief getroffenen Schnitt von *Tarantula withei*.

(Nach einer Photographie gezeichnet.)

*b. m* Balsalmembran. *cu* Cuticula. *hyp* Hypodermis. *n* Nerv. *p. r* Postretina.  
*p. r. m* Postretinale Membran. *rh* Rhabdome. *r. z* Retinazelle.

anfangs erwähnte starke Glanz zu verdanken. Der Tapetumbelag ist vollständig lückenlos. In durchfallendem Lichte erscheint er aus hell-leuchtenden gelben Fasern zusammengesetzt, in auffallendem Licht dagegen stellt er eine homogene, silberweiß glänzende Masse dar. Die Kerne dieser Schicht liegen nur an der Seite. Sie sind stark färbbar und von langer, flacher, elliptischer Gestalt.

Nach unten und nach der Seite folgt auf das Tapetum die Postretina (Fig. 12, 13, 14). Diese stellt eine einschichtige Zellenlage von fast gleicher Ausbildung wie die Postretina der Frontal-  
 augen dar. Die einzelnen Zellen sind nicht mehr voneinander zu



unterscheiden, sondern bilden ein feines, verfilztes Polster. Die Kerne desselben sind flach elliptisch und nicht so stark tingierbar wie die des Tapetums. Nach vorn ist die Grenze der postretinalen Zellenlage unscharf, nach hinten setzt sich diese durch eine starke Membran deutlich von dem umgebenden Mesoderm ab (Fig. 13). Sie vereinigt sich seitlich mit der Basalmembran des Glaskörpers und mit der der Hypodermis. Von außen wird diese Lamelle durch Anlegen von mesodermalen Zellen verstärkt. Vorn oben befindet sich in ihr eine Öffnung, die dem Nerven Eintritt gewährt (Fig. 14 u. Textfig. K).

Eine größere Blutlacune zwischen Retina und Postretina, wie in den Hauptaugen, ist nicht vorhanden.

Wir haben im Anfang gesehen, daß die Seitenaugen nicht immer in der Dreizahl vorkommen. Nach HANSEN u. SÖRRENSSEN sollen ursprünglich alle Pedipalpen 5 Seitenaugen besessen haben. Ich richtete daher bei allen von mir untersuchten Arten mein besonderes Augenmerk auf eventuell vorhandene überzählige oder in Rudimentation befindliche Augen; doch mit negativem Erfolg. Selbst bei einem Vertreter des Genus *Mastigoproctus*, bei *M. proscorpio* (nach MARX sind bei *M. giganteus* 5 Seitenaugen mit Linsen vorhanden), fand ich keine Gebilde, die als Lichtsinnesorgane, und sei es auch in mehr oder weniger starker Rückbildung, hätten gedeutet werden können. Dasselbe gilt von *Thelyphonus caudatus*, während *Th. sepiaris* nach HANSEN 5 Seitenaugen zukommen.

Ich gebe jetzt meine Resultate über die Messungen der Sehfelder der einzelnen Augen resp. Augengruppen, um daran anschließend die physiologische Bedeutung und Funktion derselben zu diskutieren. Sowohl von einem Vertreter der Uropygii als auch der Amblypygii wurden die Sehfelder bestimmt. Die Messungen machen selbstverständlich, da sie ja an Spiritusmaterial ausgeführt, keinen Anspruch auf absolute Genauigkeit, sondern mögen in einer Fehlergrenze von 5—10° schwanken. Als Beispiel für die Uropygii diene mir *Thelyphonus caudatus*; als Vertreter der Amblypygii wählte ich *Tarantula withei*.

#### Sehfelder von *Thelyphonus caudatus*.

##### I. Sichtbar: Beide Frontalaugen.

Seitenaugen glänzen gerade noch schwach.

Frontalaugen erscheinen bei  $-20^{\circ}$ , binokulares Sehfeld derselben  $40^{\circ}$ , verschwinden nach  $120^{\circ}$ , Gesamtsehfeld also  $140^{\circ}$ .

Seitenaugen erscheinen bei  $0^{\circ}$ , verschwinden bei  $160^{\circ}$ .

II. Sichtbar: Beide Frontalangen.

Frontalangen erscheinen bei  $-25^{\circ}$ , binokulares Sehfeld  $55^{\circ}$ , verschwinden nach  $135^{\circ}$ , Gesamtsehfeld also  $153^{\circ}$ .

Seitenaugen erscheinen nach  $20^{\circ}$ , verschwinden nach  $130^{\circ}$ , ihr Gesamtsehfeld also  $110^{\circ}$ .

III. Sichtbar: —

Frontalangen erscheinen nach  $80^{\circ}$ , verschwinden nach  $250^{\circ}$ , ihr Sehfeld also  $150^{\circ}$ .

Seitenaugen erscheinen nach  $90^{\circ}$ , verschwinden nach  $240^{\circ}$ , ihr Sehfeld also  $150^{\circ}$ .

Sehfelder von *Tarantula withei*.

I. Sichtbar: Beide Frontalangen (schwach).

Seitenaugen.

Frontalangen erscheinen bei  $-3-5^{\circ}$ , binokulares Sehfeld also  $5-10^{\circ}$  (schätzungsweise), verschwinden nach  $160^{\circ}$ , ihr Sehfeld also  $165^{\circ}$ .

Seitenaugen erscheinen bei  $-20^{\circ}$ , binokulares Sehfeld  $40^{\circ}$ , verschwinden nach  $165^{\circ}$ , ihr Gesamtsehfeld also  $185^{\circ}$ .

II. Sichtbar: Frontalangen.

Seitenaugen.

Frontalangen erscheinen bei  $-15-20^{\circ}$ , binokulares Sehfeld  $30-40^{\circ}$ , verschwinden nach  $100^{\circ}$ , ihr Gesamtsehfeld also  $115$  bis  $120^{\circ}$ .

Seitenaugen erscheinen bei  $-30^{\circ}$ , binokulares Sehfeld  $60^{\circ}$ , verschwinden nach  $160^{\circ}$ , ihr Sehfeld also  $190^{\circ}$ .

III. Sichtbar: —

Frontalangen erscheinen nach  $70^{\circ}$ , verschwinden nach  $240^{\circ}$ , ihr Sehfeld  $180^{\circ}$ .

Seitenaugen erscheinen nach  $60^{\circ}$ , verschwinden nach  $260^{\circ}$ , ihr Sehfeld  $200^{\circ}$ .

Wir ersehen aus beiden Protokollen, daß die beiderseitigen Sehfelder der Frontal- und auch die der Seitenaugen ziemlich weit einander überdecken und daß ein nicht unwesentliches binokulares Sehfeld sowohl für die ersteren als auch letzteren nach oben und nach vorn besteht. Weiter liegen bei *Thelyphonus caudatus* die Sehfelder der Seitenaugen fast ganz innerhalb der der Frontalangen, während bei *Tarantula withei* das Gegenteil der Fall ist.

Es sind hier, wenn von den Seitenaugen die Rede ist, immer die 3 in einer Gruppe sitzenden Ocellen gemeint, denn eine genaue Bestimmung der Sehfelder jedes einzelnen Auges ist sehr schwierig und auch für unsere Zwecke gar nicht nötig. Innerhalb einer Gruppe

kommt eine Überlagerung der Sehfelder nicht vor. Das Sehfeld eines Ocellus hört vielmehr da auf, wo das des nächsten beginnt, eine Tatsache, die wir ja schon nach Schnittpräparaten vermuten konnten und die durch die Untersuchung mit dem Augenspiegel bestätigt wurde.

Wenn die Sehfelder der Seitenaugen vollständig in die der Medianaugen fallen, so legt dies die Vermutung nahe, daß den beiden Augengruppen verschiedene Funktionen zukommen, die dann wohl mit Recht in einer Anpassung an das Fern- resp. Nahesehen angenommen werden dürfen.

Welche der beiden Gruppen aber dem Fernsehen dient und welche kurzsichtig ist, ist schwer zu sagen.

Bei Skorpionen gab uns die Lage der Augen hierüber Aufschluß, bei Pedipalpen fehlt uns ein Hinweis dieser Art, da beide Augen ungefähr dieselben Bezirke sehen. Aus der Krümmung der Linse allein auf Myopie oder Hyperopie zu schließen, ist, wie wir an anderer Stelle <sup>1)</sup> gezeigt haben, nicht möglich. So bleiben uns nur noch Vermutungen, die sich auf analoge Befunde bei Skorpioniden stützen. Dort sind die Seitenaugen zweifelsohne für das Nahesehen bestimmt, während die Frontalaugen der Fernsicht dienen. Wir werden in Parallele dazu auch dieselbe Spezialisierung für die beiden korrespondierenden Augengruppen der Pedipalpen vermuten dürfen.

Wenn die Funktion für beide Augen die gleiche wäre, d. h. wenn sie zu gleicher Zeit denselben Gegenstand in demselben Umfang sähen, so dürfte man wohl annehmen, daß die enge Beziehung, die in der gleichartigen und auch gleichzeitigen Funktion gegeben ist, sich auch darin äußerte, daß die zugehörigen Augennerven in die gleichen Gehirnzentren einstrahlten. Erfahren wir aber, daß dies nicht der Fall ist, so wird hiermit die geäußerte Ansicht wahrscheinlicher, ohne daß darin ein zwingender Beweis für sie erblickt werden könnte.

Alle früheren Untersucher beschreiben voneinander getrennte optische Ganglien, eines für die Hauptaugen, das vorn oben an der Spitze des Protocerebrums gelegen ist, und zwei seitliche unterhalb dem ersteren befindliche Zentren für die Seitenaugen.

Über die Entstehung dieser Ganglien lassen sich PEREYSŁAWZEWA und SCHIMKEWITSCH eingehend aus. Ich verweise auf deren Ar-

1) Die Augen der Skorpioniden, S. 577.



beiten. Die Verhältnisse bei den ausgewachsenen Tieren beschreiben BLANCHARD, LAURIE, POCKOCK und BÖRNER. Ich zitiere hier den letzteren (p. 61): „An der Vorderseite des Gehirns entspringen dorsolateral die 2 Augennervenpaare. Das seitliche Paar innerviert die jederseits in Drei- (selten Vier- oder Fünf-)Zahl vorhandenen Seitenaugen, das mittlere Paar die stets in der Zweizahl entwickelten Medianaugen. Die Augennerven sind schon von ihrer Wurzel an sehr zart; nach vorn hin konvergieren sie zunächst, flachen sich ab, indem sie gleichzeitig ihre Breitseite der Sagittalebene der Körper parallel stellen, und verlaufen zwischen dem ersten prosomalen Dorsoventralkmuskelpaar hindurch, um nach dem Durchtritt wieder zu divergieren. Die beiden Seitennerven biegen dann ziemlich plötzlich um und gehen oberflächlich oder zum Teil unter und zwischen den Fasern des Musculus rotator dorsalis chelicerae durch, am Seitenrande des Carapax nach hinten kehrend zu den Seitenaugen. Die beiden Mittelnerven ziehen in ziemlich gerader Richtung nach vorn zu den Mittelaugen.“ Ich kann sowohl nach Schnitten als auch nach Totalpräparaten diese Beschreibung bestätigen. Auch scheint es mir ausgeschlossen, daß von den Sehnerven Teiläste an den Muskel abgegeben werden, wie dies BLANCHARD angibt.

Die Wurzel der Frontalnerven scheint eine doppelte zu sein, ähnlich wie bei Scorpioniden. Doch kann ich dies nicht mit absoluter Sicherheit behaupten. Irgend eine Commissur, die die beiden Mittelaugennerven direkt verbindet, habe nicht gesehen.

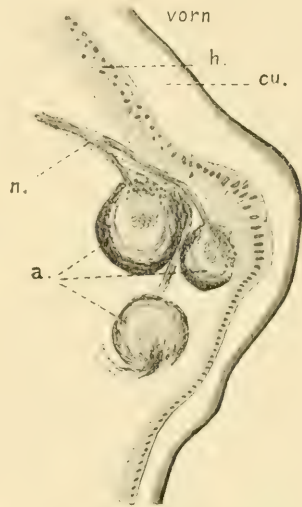


Fig. L. Schema der Innervation der Seitenaugen der Pedipalpen nach einem Präparat von *Typopeltis stimpsoni*. a Auge. cu Cuticula. hy Hypodermis. n Nerv.

### Literaturverzeichnis.

- BÖRNER, C., 1904, Ein Beitrag zur Kenntnis der Pedipalpen, in: Zoologica, Vol. 17, Hft. 42, p. 1—174, 7 Taf. und 114 Textfigg.  
 CHATIN, J., 1880, Les organes des sens dans la série animal, Paris.  
 GOUGH, L. H., 1902, The development of *Admetus pumilio* KOCH; a

- contribution to the embryology of the Pedipalps, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 45, p. 595—628, tab. 32 u. 33.
- HANSEN, H. J., 1898, On six species of Koenenia, with remarks on the order Palpigradi, in: Entomol. Tidskr.
- and W. SÖRENSEN, 1905, The Tartarides, a tribe of the order Pedipalpi, in: Arkiv Zool., Vol. 2, No. 8, p. 1—78 und 7 Taf.
- HESSE, R., 1901, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren, VII. Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 348—473, tab. 16—21 und 2 Textfigg.
- VAN DER HOEVEN, J., 1842, Bijdragen tot de kennis van het geslacht Phrynus, in: Tijdsch. nat. Geschied., Vol. 9, p. 68—90.
- KRAEPELIN, K., 1899, Scorpiones und Pedipalpi, in: Tierreich, Lief. 8, p. 1—265 und 94 Textfigg.
- LAURIE, M., 1896, On the morphology of the Pedipalpi, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 25, Zool., p. 20—49.
- LINK, E., 1909, Über die Stirn- und Augen der hemimetabolen Insecten, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 281—377, tab. 21—24 und 14 Textfigg.
- MARX, G., 1886, Notes on Thelyphonus LATR., in: Entomologia Americana, Vol. 2, No. 2, p. 38—40, nach PH. BERTKAU's Bericht üb. d. wiss. Leist. d. Entomologie im Jahre 1886.
- PEREYASLAWZEWA, S., 1897, Les premiers stades du développement des Pédipalpes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 125, p. 319—321.
- , 1901, Développement embryonnaire des Phrynes, in: Ann. Sc. nat. (8), Zool., Vol. 13, p. 117—304, tab. 1—14.
- POCOCK, R. G., 1902, On some points in the anatomy of the alimentary and nervous systems of the Arachnid suborder Pedipalpi, in: Proc. zool. Soc. London, Vol. 2, p. 169—188 und 5 Textfigg.
- POLICE, G., 1907, Sugli occhi dello Scorpione, in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., 1908, p. 1—70, tab. 1—2 und 3 Textfigg.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1903, Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus L., in: Zool. Anz., Vol. 26, p. 665—685 und 6 Textfigg.
- , 1906, Über die Entwicklung von Thelyphonus caudatus L., verglichen mit derjenigen anderer Arachniden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 81, p. 1—95, tab. 1—8 und 11 Textfigg.
- TARNANI, J. K., 1896, Zur Morphologie des Thelyphonus, in: Zool. Anz., Vol. 20, p. 115—116.

### III. Die Augen der Solifugen.

(Taf. 38 und 4 Textfig.)

Von sämtlichen Klassen der Arachniden ist die der Solifugen die am wenigsten bekannte. Wohl ist jetzt ihre Systematik

durch die Bearbeitung von KRAEPELIN (1901) festgelegt. Auch verdanken wir den Beobachtungen von HEYMONS Wichtiges über die Biologie dieser so oft verkannten Tiere. Aber über ihre Morphologie sind wir noch nicht in allen Punkten genau unterrichtet. Dies gilt in vollem Maße für die Augen.

Die Arbeit von DUFOUR: *Histoire naturelle des Galéodes* (1847), verbreitet sich wohl über alle Organe des Solifugenkörpers, aber sie stützt sich nur auf Präparate, die mit Skalpell und Pinzette gemacht wurden, und erfuhr keine eingehende Prüfung an Hand von Schnittserien. Dem feineren Bau der Augen widmet er (p. 340 u. 347) ein kurzes Kapitel und kommt zu dem Schluß, daß sie den Mittelaugen der Skorpione homolog sind: „une seule paire d'yeux qui représentent parfaitement les grands yeux médians du scorpion“. Aber seine Behauptung steht auf schwachen Füßen, denn er kann nur eine eiförmige Retina mit dunklem Pigment sehen. Er vermutete auch einen Glaskörper unter der Linse, obwohl er diesen nicht finden konnte.

Auch die Arbeiten von BERNARD (1894, 1895) lassen uns über Vieles im Unklaren und scheinen durchweg nicht ganz zuverlässig zu sein. Dies gilt auf jeden Fall in sehr umfassendem Maße für seine Beschreibung der Augen. Neben einigen richtig beobachteten Tatsachen, wie der äußeren Form der Linse und dem Vorhandensein eines großen Ganglions direkt unter dem Auge, sind alle Angaben über Einzelheiten der Struktur des Glaskörpers, der Retina- und Pigmentzellen usw. entweder falsch oder doch sehr ungenau.

Ich lasse in gedrängter Form seine Hauptresultate („Certain important points were however clear“) folgen.

1. Ein Glaskörper ist nicht vorhanden, sondern die aus einer gedrängten Anhäufung von Hypodermiszellen bestehende Retina ist von der Linse nur durch eine dünne Membran getrennt.

2. Die Retinazellen sind an der Peripherie des Auges länger als in der Mitte und tragen keine Stäbchen.

3. Im Auge ist eine starke Pigmentzone. Unter dieser scheinen die Kerne der Retinazellen zu liegen. Eine Gruppierung derselben um Rhabdome findet nicht statt. Kerne von Pigmentzellen glaubt er annehmen zu dürfen (... pigment clumps may in some cases indicate the presence of the nuclei of the pigment cells).

4. Die Hypodermiszellen, die die Linse bilden, sind durchsichtig, andere, die die Iris zusammensetzen, stark pigmentiert. [Es blieb



mir unverständlich, welche Zellen der Autor mit den hellen Zellen, die die Linse absondern, meint.]

Bei der Besprechung der einzelnen Teile werde ich noch Gelegenheit haben, einiges aus der Arbeit von BERNARD zu zitieren.

Als ich mich daran machte, die Augen der Solifugen einem genauen Studium zu unterziehen, schien dieses Vorhaben zunächst an der Materialfrage zu scheitern, denn mein Suchen nach einigen fixierten oder lebenden Tieren blieb fast ein ganzes Jahr lang ohne Erfolg. Für die liebenswürdigen Bemühungen, mir zu meinem Zwecke geeignete Solifugen zu verschaffen, bin ich Herrn Prof. Dr. HEYMONS Berlin, Herrn Dr. SERGIUS SARNOW, Direktor der biologischen Station der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in Sewastopol, Herrn Dr. MOKRJETSKY, Direktor des Naturhistorischen Museums zu Symferopol, und Herr Dr. GESTRO, Direktor des Museums zu Genua, zu Dank verpflichtet.

Schließlich wurde ich wieder durch die Liebenswürdigkeit und Freigiebigkeit von Herrn Prof. Dr. KRAEPELIN, Direktor des Naturhistorischen Museums zu Hamburg, in den Stand gesetzt, meine Untersuchungen, die ich bereits an zwei Sammlungsexemplaren des hiesigen zoologischen Instituts begonnen hatte, zu vollenden. Für die freundliche Überlassung von Vertretern von 5 Arten, worunter auch einige junge Tiere waren, spreche ich ihm an dieser Stelle meinen aufrichtigsten Dank aus.

Ich konnte nun meine Arbeit auf folgende 7 Arten ausdehnen: *Solpuga flavesceus* (C. L. KOCH) und *Ceromia sclateri* (PERC.) (aus dem Gießener zoologischen Institut), *Galeodes fatalis* (LCHT.), *Solpuga cenator* (POC.), *Solpuga monteiri* (POC.), *Daesia hottentotta* (KRPL.) und *Pseudocleobis andinus* (POC.) (Geschenk von Herrn Prof. Dr. KRAEPELIN).

Alle Exemplare waren in Alkohol konserviert. Ihr Erhaltungszustand war entschieden schlechter als der in Alkohol konservierter Pedipalpen und Skorpione. Ich bin geneigt, aus der Beschaffenheit des Gewebes zu schließen, daß durch die starken Fettmassen, die die Tiere in ihrem unförmigen Abdomen haben, ein rascheres Verderben des Alkohols und infolgedessen eine Maceration des Tieres leichter eintritt als bei den weit magreren Skorpionen und Pedipalpen. Immerhin war die Konservierung so, daß man, wenn auch nicht immer, durch eine gelungene Schnittserie ein klares Bild von der Morphologie des Auges erhalten konnte. Wenn einzelne untergeordnete Fragen, wie das genaue Verhalten der postretinalen Membran, nicht mit der gewünschten Präzision dargestellt werden

konnten, so liegt das an dem schlechten Erhaltungszustand, der die ohnedies schon komplizierten Verhältnisse noch mehr verschleierte. Auch stand mir gar kein embryologisches Material zur Verfügung, und ich mußte deshalb von vornherein darauf verzichten, die Ontogenese des Auges zu untersuchen, was auch wieder die Deutung der einzelnen Lagen bei dem erwachsenen Tiere erschwerte.

Ganz zuletzt nach Abschluß der vorliegenden Arbeit hatte ich aber Gelegenheit, meine Beobachtungen an einer Querschnittserie durch eine gut fixierte *Solpuga flavescens* nachzuprüfen. Das Tier verdanke ich der Liebenswürdigkeit von Herrn Prof. H. B. Buxton, der die Tiere selbst gesammelt und in dem Pikrin-Formol-Essiggemisch nach Duboscq fixiert hatte. Durch diese Nachprüfung wurden alle meine früheren Resultate bestätigt, und ich konnte meine Beobachtungen über den Aufbau der Rhabdome, die Innerierung der Retinazellen und dann besonders die Beschreibung der rudimentären Seitenaugen vervollständigen. Ich möchte deshalb nicht versäumen, auch Herrn Prof. B. H. Buxton hier meinen besten Dank auszusprechen.

Weil es mir bei meiner Arbeit vor allen Dingen darauf ankam, die Hauptaugen der Solifugen genau zu untersuchen, schnitt ich zunächst den weitaus größten Teil des mir zur Verfügung stehenden Materials in der für die Untersuchung der ausgebildeten Augen günstigsten Richtung, d. h. sagittal. Es blieben mir deshalb für das Studium der rudimentären Seitenaugen nur wenige Schnitte übrig. Denn auf Längsschnitten werden die Seitenaugen in sehr ungünstiger Weise getroffen und müssen fast ausschließlich auf Querschnitten untersucht werden. Da ich aber nur je ein Exemplar von *Dacsis hottentotta*, *Solpuga flavescens* und *Solpuga venator* hatte, so mußte ich mich darauf beschränken, bei diesen die Verhältnisse der „vestigial eyes“ (BERNARD) nur an Längsschnitten zu studieren. Nun ist aber an der Stelle, an der diese rudimentären Gebilde sitzen, das Chitin sehr hart — weil in der Nähe die Gelenke der Beine und Palpen ansetzen —; infolgedessen war fast immer bei *Solpuga venator* die ganze Partie herausgerissen. *Solpuga flavescens* ließ infolge schlechter Fixierung keine Seitenaugen erkennen. Es blieb mir also nur *Dacsis hottentotta*, wo ich denn auch einige Klarheit über den feineren Bau dieser sehr stark rückgebildeten Organe zu gewinnen vermochte. Die hier gemachten Beobachtungen wurden dann an *Solpuga flavescens* bestätigt und ergänzt.

Über den Bau der Augen liegen bis jetzt, außer den schon er-

währten Angaben von DUFOUR und BERNARD, keine speziellen Untersuchungen vor: nur existiert von letzterem eine kleine Arbeit über „Lateral eyes in the Galeodida“. Alle anderen Bemerkungen, die sich in der Literatur zerstreut finden, beziehen sich auf die Stellung und Lage der Augen, gehen jedoch nicht auf ihre innere Struktur ein.

Es lag zunächst der Gedanke nahe, für die Augen der Solifugen eine ähnliche Ausbildung zu erwarten wie bei denen der Phalangiden. Die Phalangiden ähneln in einzelnen Zügen ihres Baues etwas den Solifugen (Vorhandensein eines Tracheensystems, Segmentierung des Abdomens, Ausbildung der Kieferfühler und Maxillarpalpen) und sind neben diesen die einzigen Arachniden, die nur zwei deutliche Medianaugen besitzen.

Um so mehr war ich überrascht, Verhältnisse vorzufinden, die ebenso weit von dem Bau des Phalangidenauges verschieden sind, wie sie sich von allen anderen bei Arachniden vorkommenden Augentypen unterscheiden.

Die Topographie der Augen der Solpugen ist sehr einfach und in allen Familien annähernd die gleiche. KRAEPELIN sagt hierzu

(p. 4): „Seine Dorsalfläche [die des Cephalothorax] ist mehr oder weniger trapezförmig nach vorn verbreitert und besitzt in der Mitte des Vorderrandes zwei einem Augenhügel lateral eingefügte Augen. Zuweilen ist dieser Augenhügel zwischen den Augen nach vorn kegelförmig verlängert.“

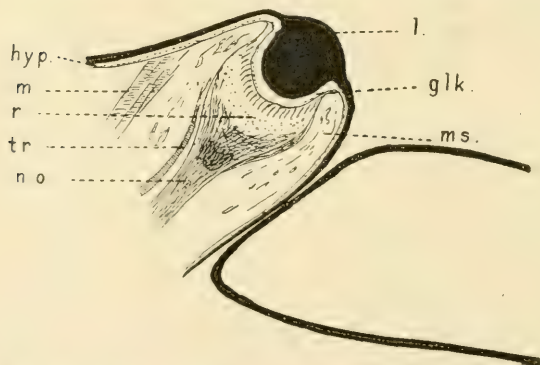


Fig. M. Schema für die Augenstellung der Solifugen.  
Nach einem Präparat von *Daesia*.

Dadurch ist das Auge beiderseits von Chitin umschlossen (Textfig. M). Zwischen dem Augenbecher und der Cuticula bleibt nur ein dünnes mesodermales Polster.

Was die Hauptrichtung der Augen anbetrifft, so ergibt sich schon aus der Textfigur, daß die Sehachse des Auges schief nach oben gerichtet ist. Doch will ich auf die Stellung der einzelnen



Augen sowie die Beziehungen ihrer Sehfelder usw. erst später eingehen.

Von außen deutlich sichtbare Seitenaugen sind nicht vorhanden. BERNARD, der zum ersten Male Rudimente derselben fand, beschreibt ihre Lage und Aussehen folgendermaßen (p. 518): „The accessory eyes apparently, as in *Scorpio*, wandered off laterally, i. e. in the transverse plane, thus retaining their frontal position. But the enormous development of the mandibles, which is doubtless a secondary acquirement, together perhaps with the development of the curious foldings of the cuticle (to form the buttresses upon which the mandibles rotate), have led to the shifting of the eyes down, over the edge of the dorsal surface, on the lateral surface, so that they now look downwards and forwards (Textfig. B).

In spirit-specimens the eyes themselves appear, when looked at with a pocket-lens or even with the naked eye, as whitish patches, which vary greatly in form and arrangement.“

Dieses Wechseln in Form und Anordnung betont er auch in seiner zweiten Arbeit (p. 344): „The most interesting point about these eyes is their extreme irregularity . . . . These lateral eyes vary in size and shape, the anterior being sometimes long and elliptical, while the posterior ist small and round: sometimes they have run together to form a long narrow single eye.“ Völliges Verschwinden soll jedoch nie eintreten.

Die Tiere, die ich unter dem Binokular auf ihre Seitenaugen untersuchte, ließen äußerlich nichts vom Vorhandensein dieser Gebilde erkennen.

Zur Untersuchung der Augen<sup>1)</sup> dienten mir hauptsächlich Sagittal-, daneben aber auch noch Frontal- und Querschnitte und außerdem Macerationspräparate. Fast immer war es nötig, zu entpigmentieren. Das Pigment erwies sich hierbei gegen Salpetersäure ziemlich widerstandsfähig. Besonders auf dickeren Schnitten bedurfte es oft einer sehr langen Einwirkung, bis der Pigmentschleier dünner wurde.

Da die Cuticula bei den Solifugen nicht so derb ist wie bei anderen Arachniden, so präparierte ich sie nicht erst vor dem Schneiden von dem Körper ab. Eingebettet wurde in Celloidin-Paraffin und dann mit schräg gestelltem Messer geschnitten. Es

---

1) Es sind hier, wenn ich kurzerhand nur von Augen spreche, immer die Hauptaugen gemeint.

wurden auf diese Weise lückenlose Serien 5—10  $\mu$  erhalten. Für die Untersuchung der Augennerven und des Ganglion opticum genügten 15  $\mu$  dicke Schnitte.

Die Augen der Solifugen zeigen einen mehrschichtigen Bau. Wir werden sehen, daß sich eine dieser Schichten in der Jugend anders zu verhalten scheint als im Alter. Es ist dies die für den Sehakt gar nicht oder nur als Tapetum (Scorpione und Pedipalpen) in Betracht kommende postretinale Zellenlage. Neben dieser sind Glaskörper und Retina stets vorhanden.

Von außen zeigen die Augen der Solifugen deutlich eine konvexe Linse, die bei Spiritusmaterial häufig auf ihrer Oberfläche gerunzelt erscheint. Auf Schnitten stellt sie eine fast kuglige Verdickung der Cuticula dar, in die die drei Schichten der letzteren übergehen und sich verschieden stark an ihrem Aufbau beteiligen. Den geringsten Anteil hat die äußere Lamelle, die nur wenig verdickt sich vorwölbt. In weitaus größtem Maße beteiligt sich die mittlere Schicht an dem Zustandekommen der Linse. Aber auch die dritte stark färbbare Schicht trägt wesentlich dazu bei (Taf. 38 Fig. 4). Alle drei Schichten der Linse zeigen lamellierten Bau.

BERNARD hatte die Verhältnisse der Linse schon insofern ganz richtig beurteilt, als er sagt (p. 346): „The lens is formed by a sudden thickening of the chitinous lamellae of the cuticle, and is thus itself laminate.“ Wenn er aber aus der starken Färbbarkeit derselben schließt „that these layers are largely protoplasmic or permeated with fluid in the interest of transparency“ so kann ich dies durchaus nicht bestätigen. Auch kommt nach meiner Ansicht die Runzelung der Linse nicht durch eine „abstraction of such fluid“ zustande, sondern erklärt sich aus der Schrumpfung der einzelnen Chitinlamellen, die in der Linse selbstverständlich viel voluminöser sind als in der Cuticula.

Auch für die nun zu besprechenden zelligen Elemente des Auges nimmt BERNARD eine starke Durchflutung von Flüssigkeit an. Daher — nach ihm — die vielen Kanäle, die das Gewebe durchziehen. Ich konnte weder Kanäle noch Gerinnsel einer Flüssigkeit finden. Ich vermute vielmehr, daß BERNARD durch das Studium von stark maceriertem Material zu einer Ansicht kam.

Bei der Untersuchung der Weichteile des Auges fällt uns sofort die Kleinheit aller Elemente auf.

Nach dem Text von BERNARD ist kein Glaskörper vorhanden. Doch

zeichnet er (tab. 31, fig. 19) unter der Linse eine dünne einschichtige Zellenlage, die nichts anderes sein kann als ein ziemlich niedriger Glaskörper, wie er auch tatsächlich vorhanden ist. Auch seine Beschreibung läßt erkennen, daß man es hier bei seiner dünnen hypodermalen hellen Zellenreihe, die die Linse absondert, mit einem Glaskörper zu tun hat, nur belegt er diese Lage nicht mit dem Namen „Glaskörper“. „There is no developed vitreous body, the hypodermis cells being confined to a single thin layer of closely packed cells with large nuclei, separated from the distal ends of the retinal cells by a very thin membrane (p. 347).“ Weiter spricht er dann noch von „hypodermis-cells secreting the lens are naturally clear and free from pigment“.

Diese Schilderung paßt fast Wort für Wort auf den Glaskörper, der eine direkte Fortsetzung der Hypodermis darstellt. Die Höhe seiner Zellen ist bei den verschiedenen Arten verschieden. Bei *Ceromia sclateri* ist der Glaskörper nicht viel dicker als die Hypodermis, während er bei *Solpuga venator* oder bei *Galeodes fatalis* dreimal so hoch wird wie diese. Die einzelnen Zellen unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hypodermiszellen dadurch, daß ihre Kerne alle an das proximale Ende zu liegen kommen, runder und stärker färbbar als diese sind. Ihr Plasma wird gegenüber den Hypodermiszellen sehr stark reduziert und liegt in nennenswerter Menge nur noch in der Nähe der Kerne. Rings um die Linse läuft ein starker Pigmentstreifen, die sog. Iris, die dadurch zustande kommt, daß die randständigen Glaskörperzellen einen starken Pigmentbelag erhalten. Aber nicht allein hier, sondern in den benachbarten Hypodermiszellen liegen Pigmentkörner.

BERNARD schreibt hierzu p. 347: „In the angle between the globular lens and the cuticle from which it is developed a thick fold of pigmented hypodermis forms a kind of iris — . . . . In *Galeodes* it is a thick and very definite fold, arranged right round the retina“

Zwischen den Glaskörper und die Retina schiebt sich eine dünne kernlose Lamelle, die präretinale Membrane (Fig. 3 u. 5). Diese hat dasselbe Aussehen, wie wir es von anderen Arachnoideen her gewöhnt sind. Sie setzt sich auch hier wie dort aus zwei getrennten Lamellen zusammen, von denen die distale als Basalmembran des Glaskörpers aufzufassen ist und infolge davon mit der hypodermalen Basalmembran in direkter Verbindung steht, die andere aber die Frontalmembran der Retinazellen darstellt und in die später



zu besprechende postretinale Membran übergeht (siehe Scorpioniden).

Die Feststellung, ob man es hier mit zwei Lamellen zu tun hat, ist sowohl durch die Kleinheit der einzelnen Elemente des Auges als auch durch die Feinheit der Membran selbst sehr erschwert. Nur an einigen Stellen, wo durch Druck oder durch Zerreißen beim Schneiden beide Lamellen auseinander gezerzt waren, konnten die wirklichen Verhältnisse klar erkannt werden.<sup>1)</sup>

Kerne konnte ich, wie schon erwähnt, innerhalb der Membran nicht finden.

Stimmten soweit die Verhältnisse des dioptrischen Apparats der Solifugenaugen mit anderen Arachnidenaugen überein, so zeigen sich in den recipierenden und leitenden Elementen gegenüber diesen große Unterschiede.

Betrachtet man einen Längs- oder Querschnitt (Fig. 3) durch ein Solifugenauge, so fällt zunächst das direkt unter diesem liegende Nervenpolster auf, das an das Ganglion opticum der Insecten erinnert. Nervöse Elemente liegen direkt unter den Retinazellen. Eine trennende Schicht konnte ich bei dem erwachsenen Tier nie finden; aber auch bei jüngeren Exemplaren erscheint mir das Vorhandensein einer solchen fraglich.

Wenden wir uns zunächst der eigentlichen Retina zu. Sie wird aus nur einer Art Zellen zusammengesetzt. Von Pigmentzellen konnte ich im Gegensatz zu BERNARD nichts sehen. Dieser spricht, durch einen dicken Pigmentbelag im Auge dazu verleitet, von „retinal-cells“ und „pigment-cells“. Von den ersteren findet er die Kerne in der Pigmentlage: „A short way below the commencement of the pigment-layer is found a zone of large nuclei, which are apparently the nuclei of the retinal-cells“. Von den „pigment-cells“ kam er aber, wie schon S. 610 erwähnt, die Kerne nicht mit Bestimmtheit nachweisen.

Die Retinazellen haben schwach zugespitzte Keulenform. In ihrem dickeren proximalen Ende liegt der ziemlich runde Kern, der regelmäßig einen starken Nucleolus zeigt. Die keuligen Enden der Zellen sind nicht abgerundet, sondern durch den Druck der benachbarten Zellen unregelmäßig deformiert und ausgezogen. Die Länge der einzelnen Zellen ist nicht dieselbe, sondern an kürzeren drängen

---

1) Schließlich konnte ich aber 2 Lamellen an dem BUXTON'schen Material einwandfrei feststellen.

sich längere in schwacher Windung vorbei. Dabei werden die Zellen gegenseitig abgeflacht und gewähren auf einem Flächenschnitt sowohl in der rhabdomfreien wie auch in der rhabdomtragenden Partie ein wabiges Bild.

Die Retinazellen sind an der Peripherie des Augenbechers etwas länger als in der Mitte und am Rande leicht gegen die Tiefe des Augenbechers zu umgeknickt, wie dies BERNARD in fig. 8, tab. 31 zeichnet und p. 846 erwähnt. Doch sind diese Verhältnisse schwankend und nicht bei allen Arten gleich ausgesprochen zu beobachten.

Von einer Retinulabildung wie bei Phalangiden, Scorpioniden oder Pedipalpen ist nichts zu beobachten. Jede einzelne Zelle bildet distal ein peripheres, röhrenförmiges Rhabdom aus, das infolge des gegenseitigen Druckes das oben beschriebene polygonale Aussehen erhält. Die Rhabdome benachbarter Zellen scheinen, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, miteinander zu verschmelzen. Doch ist bei Anwendung starker Systeme eine feine helle Trennungszone zwischen zwei nebeneinander liegenden Rhabdomen zu konstatieren (Verhältnisse, wie sie uns später auch bei einigen echten Spinnen begegnen werden).

Manchmal ist auf Flächenschnitten zu beobachten, wie sich um etwas dunklere Zellen hellere gruppieren (Fig. 6). Da man alle möglichen Übergänge findet und da sich auch hin- und wieder Zerreißungen zeigten, so glaube ich nicht, daß man es hier mit einer bestimmten Anordnung zu tun hat, und bin eher geneigt anzunehmen, daß durch Spannungsunterschiede beim Fixieren ein derartiges eigentümliches Kunstprodukt entstanden ist.

Über die feinere Struktur der Rhabdome gaben mir einige Querschnitte durch *Solpuga flavescens* genügenden Aufschluß. Bei dem weniger gut fixierten Alkoholmaterial erschienen die Stäbchen ohne weitere Struktureinzelheiten, dagegen ließ sich bei der genannten Serie schon bei schwächerer Vergrößerung ein geblätterter Aufbau erkennen, der lebhaft an das Aussehen eines Lattenzaunes erinnerte. Bei genauer Betrachtung mit den stärksten Systemen ließ sich eine Struktur erkennen, wie sie in Fig. 2 dargestellt ist. In den dunkleren Plättchen vermute ich Nervenendplatten. Eine direkte Verbindung der dunkleren Striche mit Nervenfibrillen konnte ich jedoch nicht finden.

Die Rhabdomregion erstreckt sich distal bis dicht an die prä-retinale Membran. Sie nimmt  $\frac{1}{3}$  der ganzen Zelllänge ein.

In der proximalen Verdickung um den Kern herum ist das Plasma grobkörniger und stärker färbbar als in dem mittleren fibrillären Stück. Der distale rhabdomtragende Teil ist wieder etwas stärker tingierbar. Das Plasma zeigt hier ganz fein fibrilläre Struktur.

Die Nervenfasern ziehen aus dem Ganglion opticum einzeln und in kleinen Bündeln zu den Retinazellen und dringen proximal in das schwach zugespitzte keulige Ende derselben ein. Den Verlauf der Nervenfasern innerhalb der Retinazelle, ebenso die Anzahl der in sie eindringenden Nervenfasern festzustellen ist mir nicht gelungen. Diese Feststellung ist durch die fibrilläre Struktur des Plasmas sehr erschwert.

Bei *Ceromia sclateri* fand ich auf einigen (aber nur wenigen) Schnitten in den Retinazellen Gebilde, die ähnliche Färbbarkeit zeigten wie die Phaosphären der Scorpioniden und die vielleicht als solche angesprochen werden können.

Wir haben schon bei der Besprechung des Glaskörpers gesehen, daß sich ein starker Pigmentring um die Linse herumzieht. Aber nicht allein in der Iris liegt Pigment, sondern auch alle Retinazellen tragen in ihrem proximalen Ende einen dichten Belag von dunklen Granula. Die Farbe derselben wechselt je nach der Dichte ihrer Anhäufung von einem matten, lichten bis zu einem dunklen, satten Braun. Ein Unterschied bei auffallendem und durchfallendem Licht konnte nicht beobachtet werden. An den beiden Seiten des Augenbeckers ist das Pigment stärker, doch erstreckt es sich nur sehr wenig proximal und umkleidet den unter dem Auge gelegenen Nervenkomplex schon nicht mehr.

Bei den Hauptaugen der Scorpioniden und Pedipalpen folgt auf die retinale Schicht eine Postretina. Wie diese Verhältnisse bei den Solifugen sind, kann ich nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden. Auf jeden Fall scheint mir soviel sicher zu sein, daß eine postretinale Membran mit eigener Matrix streckenweise vorhanden ist: wenigstens konnte ich dies an der Seite des Auges feststellen. Diese seitliche Membran geht in die präretinale über. Aber ihre Beziehung zu der Nervenscheide, mit der sie auch in direkter Verbindung steht, konnte ich nicht einwandsfrei entscheiden, besonders da mir jedes jüngere entwicklungsgeschichtliche Material fehlte (Fig. 3 u. 8).

Nach BERNARD ist „the whole of the soft parts of the eye ... enclosed in a well-developed connective-tissue membrane which



stretches across below the ocular tubercle“. In welchem Verhältnis diese Bindegewebsmembran jedoch zu der Hypodermis, dem Glaskörper und der Nervenscheide steht, wird nicht erläutert und ist auch aus den Figuren nicht ersichtlich. An der unteren Seite soll durch sie der Nerv eintreten und sofort zu einer Ganglienmasse anschwellen.

Immer liegen nach meinen Befunden die Verhältnisse bei jungen Tieren anders als bei alten. Hier ist an der Seite und zwischen den Retinae der beiden Augen — denn diese liegen bei jungen Tieren nahe beieinander — eine deutliche Scheide ausgebildet, die das Produkt einer distal von dieser gelegenen Zellenlage ist. Auch bei alten Tieren läßt sie sich erkennen, wenn auch viel schwerer, weil sich hier die Kerne fest der Membran anlegen.

Eine Zellkernreihe schiebt sich bei jungen Tieren stellenweise zwischen die Retina und das auf diese folgende Ganglion. Die Kerne sind kleiner, flacher und stärker färbbar als die Retinazellkerne und die Ganglienzellkerne. Unmittelbar unter ihnen zieht sich eine fibrilläre Lamelle hin (Fig. 3, 8 u. 9). Doch konnte ich infolge des schlechten Erhaltungszustandes des Präparats (von *Daesia hottentotta*) nicht genau entscheiden, ob man es hier mit einer Anzahl nebeneinander liegender Nervenfasern zu tun hat oder mit einer Membran. Doch möchte ich eher das letztere annehmen.

Bei alten Tieren dagegen ist zwischen Retina und Ganglion nie eine dritte Art von Kernen zu finden. Ich bin deshalb geneigt anzunehmen, daß ebenso wie bei den Hauptaugen der Skorpione, Pedipalpen und Phalangiden eine Postretina angelegt wird, die eine postretinale Membran ausbildet. Dadurch aber, daß das Ganglion fest an das Auge heranrückt, hat die Membran ihre Bedeutung als Schutz der Retina verloren und wird an den Stellen, wo sie mit dieser in so enge Berührung tritt, d. h. in der Mitte, resorbiert. An den Seiten dagegen wird sie erhalten, und zwischen sie und die recipierenden Zellen schiebt sich eine Nervenfaserschicht, die noch Ganglienzellen enthält, die aber lange nicht die Mächtigkeit erreicht wie direkt unter dem Auge.

Das Aussehen der seitlichen Postretina ähnelt am meisten der der Phalangiden, d. h. sie besteht aus einer sehr dünnen einschichtigen Zellenlage mit flachen Kernen (siehe PURCELL, p. 35). Immer setzt sich diese „perineurale Membran“ in die Nervenscheide fort. Diese wird ausschließlich von mesodermalen Zellen abgeschieden.

Mesodermale Elemente legen sich auch an die seitliche postretinale Lamelle des Solifugenauges an und helfen diese verstärken.

Sowohl bei jungen als auch bei alten Tieren bleiben die postretinalen Membranen der beiden Augen getrennt; eine Fusion derselben, wie sie bei einigen Skorpionen, Pedipalpen und Phalangiden im Alter erfolgt, findet nicht statt. Im Gegenteil, im Alter, rücken die Augen und mit ihnen die Membranen weiter auseinander, und der Zwischenraum zwischen beiden wird durch mesodermales Füllgewebe und Blutlacunen ausgefüllt. Schon BERNARD beschreibt um das Auge herum schwammiges mesodermales Gewebe und Blutzellen.

Bei der Untersuchung des Ganglions machte sich besonders unliebsam der Mangel von embryologischem Material geltend. Ich konnte deshalb nicht die ontogenetischen Beziehungen zwischen Auge und Ganglion feststellen und blieb besonders über die Frage im Unklaren, ob das Ganglion eine selbständige Neubildung darstellt oder ein ausgezogener Gehirnteil ist.

Direkt unter der Retina liegt, diese umfassend, ein fibro-ganglionäres Lager, das seine größte Dicke in der Mitte erreicht. Die Kerne der darin liegenden Ganglienzellen ähneln denen der Retinazellen in Gestalt sehr, sind aber etwas stärker färbbar. Die Nervenfasern bilden größtenteils ein unregelmäßiges Gewirr, das sich nur seitlich parallel zu der Nervenscheide und direkt hinter den Retinazellen parallel zu deren hinteren Fläche ordnet. Hier drängen sich die Fasern zwischen die rhabdomtragenden Zellen und dringen distal vom Kern, unmittelbar neben diesem, in den Zellkörper ein. Ihr weiterer Verlauf und ihre Anzahl konnte infolge der fibrillären Struktur des mittleren Teiles der Retinazellen nicht sicher festgestellt werden. Doch ist nach einigen Bildern zu vermuten, daß sich die Fasern in der Mitte der Zelle entlang ziehen, um ihre Fibrillen zu den Rhabdomen zu entsenden.

Auf das fibro-ganglionäre Lager folgt ein rein fibrilläres, das aus den Fasern, die aus dem ersteren austreten, gebildet wird. In seiner Größe bleibt es weit hinter jenem zurück. Aber nicht alle Fasern, die die Ganglienzellen aussenden, passieren das fibrilläre Lager, sondern ein Teil zieht seitlich vorbei (Fig. 3).

Nachdem die Fibrillen dieses Lager durchsetzt haben, teilen sie sich in einem nun folgenden fibro-ganglionären Bezirk wieder auf. Die Ganglienzellkerne dieses Teils ähneln denen des ersteren in dem distalen Bezirk; weiter proximal werden sie länglicher und

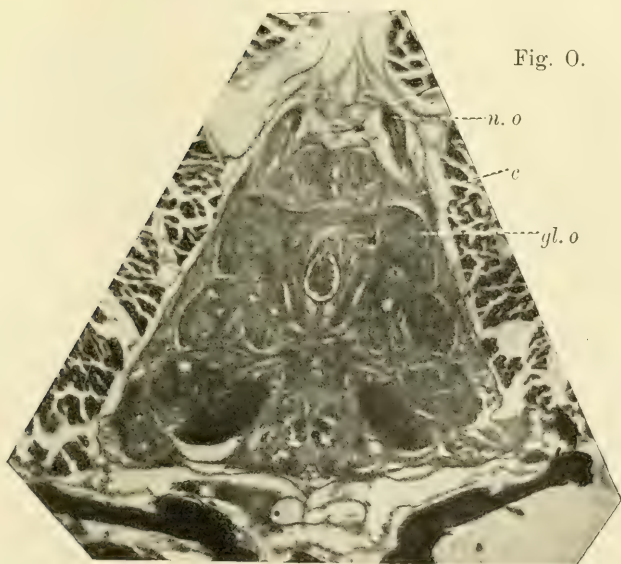
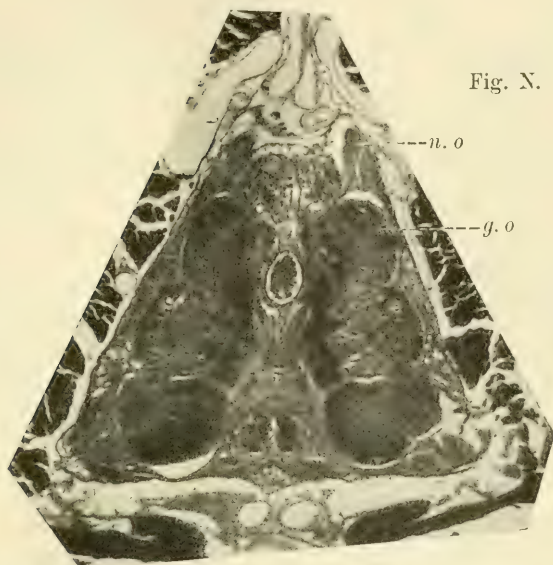


Fig. N. u. O. Querschnitte durch das Gehirn von *Solpuga flavescens*. 10  $\mu$ .  
Hämatoxylin nach BÖHMER (HANSEN). 30:1.



nehmen auch an Häufigkeit ab, um allmählich die Gestalt der Nervenzellkerne anzunehmen. Denn diese ganze fibro-ganglionäre Masse geht langsam in den Nervus opticus über (Fig. 3). Dieser senkt sich in ziemlich stumpfem Winkel nach unten und strahlt in 2 Wurzeln in das Gehirn ein (Textfig. N).

Der Teil, in den er einmündet, gehört dem Lobus cereбрalis an und besteht aus dichter fibrillärer Masse. Unmittelbar unter und etwas hinter der Einmündungsstelle des Nervus opticus sind die beiden Hälften des Lobus cereбрalis durch eine starke Commissur miteinander verbunden. Doch ist diese Verbindung keine direkte Fortsetzung der Fibrillen des Augennerven, sondern diese haben sich schon vorher unregelmäßig aufgeteilt (Textfig. O).

An das Auge tritt eine ziemlich starke Trachee, die sich um den Augenbecher in feineren Ästen herumlegt (Textfig. M).

Sehen wir uns jetzt die Stellung der Augen an, um ihre Hauptsehrichtung und deren gegenseitige Beziehungen festzustellen. BERNARD fand, daß bei *Galeodes* die Sehachsen der beiden Augen ungefähr senkrecht aufeinander stehen und im wesentlichen nach der Seite gerichtet sind und daß bei *Rhax* die Augenachsen einen weniger kleinen Winkel bilden und etwas mehr nach oben sehen (p. 346).

Nach meinen Beobachtungen und Messungen ist die Stellung der Augen derart, daß ihre Sehfelder sich nicht wesentlich überkreuzen (Fig. 1 u. 2). Die Sehlinie ist seitlich und nach oben gerichtet. Direkt nach vorn auf die Cheliceren reicht der Wirkungskreis der Augen nicht; hier scheint das Tier beim Ergreifen der Beute nur auf sein Tastgefühl angewiesen zu sein. Dies ist wohl auch der Grund, weshalb sowohl auf den Palpen als auch auf den Cheliceren eine so außerordentliche Menge von Tasthaaren steht.

Aus den Figg. 1 und 2 ist die Ausdehnung der Sehfelder von *Galeodes flavescens* deutlich zu erkennen. Nur der Sehraum nach der Seite ist ziemlich groß. Direkt nach vorn und nach hinten können keine optischen Wahrnehmungen gemacht werden. Diesem scheinbaren Mangel wird dadurch abgeholfen, daß das Tier nach DUFOUR imstande ist, die drei vorderen verschmolzenen Thoraxsegmente, auf denen die Augen sitzen, stark zu heben und zu senken und auch nach links und rechts zu drehen.

DUFOUR kommt p. 348 zu dem Schluß, daß die Augen der Solifugen weitsichtig seien. Da mir aber seine Ausführungen nicht absolut zwingend erscheinen, sehe ich davon ab, sie hier zu zitieren. Und da ich weiter aus Mangel an lebenden Tieren keine Gelegen-

heit hatte, Beobachtungen und Versuche über die Sehschärfe und Sehweite anzustellen, verzichte ich hier darauf, irgendwelche Betrachtungen darüber anzustellen.

Inwieweit die Augen der Solifugen mit denen anderer Arachniden in Beziehungen gebracht werden dürfen, läßt sich nicht sicher entscheiden. Vielleicht könnte die Untersuchung der Ontogenese hier wertvolle Anhaltspunkte schaffen.

### Seitenaugen.

Meine Resultate stützen sich, wie ich schon zu Anfang sagte, nur auf je eine Querschnittserie von *Daesia hottentotta* und *Solpuga flavescens*. Doch glaube ich, daß sie dennoch genügen, um ein Bild dieser stark rückgebildeten Lichtsinnesorgane zu geben und den Gang der Rückbildung deutlich erkennen zu lassen. Diese Degene-

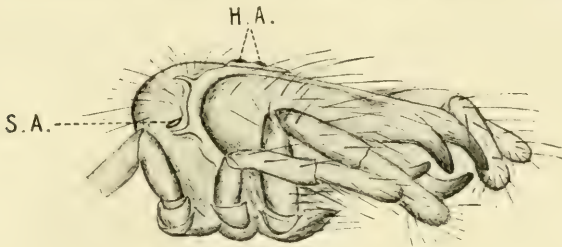


Fig. P.

Vorderende von *Rhax melana* OLIV nach BERNARD (geändert).

ration läßt vermuten, daß die Solifugen, ähnlich wie die Skorpione und Pedipalpen, von Formen abstammen, die eine größere Anzahl Seitenaugen besaßen. Die Reduktion der Zahl ist auch jetzt noch innerhalb der Solpugen zu verfolgen, da diese zum Teil zwei, zum Teil nur noch ein Seitenauge jederseits besitzen (BERNARD, p. 518).

Die Lage der Seitenaugen habe ich S. 643 schon besprochen. Der innere Bau ist ähnlich dem der Hauptaugen; wenigstens trifft dies für die Zusammensetzung aus 3 Hauptlagen, nämlich dem Glaskörper, der Retina und einem fibrillären Komplex, zu. Das Aussehen der einzelnen Teile dieser Schichten differiert jedoch von dem der Hauptaugen und zeigt vor allem durchweg Spuren einer weitgehenden Degeneration.

Am auffallendsten macht sich diese bei der Linse geltend. „The lens has entirely atrophied, and the eyes are inserted into pits on

the inner side of a thick cuticula“ (BERNARD, p. 347). Bei *Daesia hottentotta* läßt sich die letzte Spur einer einmaligen Linse als eine kleine kaum wahrnehmbare Verdickung noch erkennen.

Bei *Solpuga flavescens* findet sich wohl über dem Auge eine verdickte Stelle der Cuticula, aber diese ist von außen durchaus nicht zu erkennen, weder durch eine Konvexität noch durch größere Durchsichtigkeit. Ich glaube daher, besonders da auch auf Schnitten kein Unterschied in der Färbbarkeit gegenüber der gewöhnlichen Cuticula zu konstatieren ist, daß die Verdickung nur eine Verstärkung des an dieser Stelle stark geknickten Chitins darstellt (Textfig. P) und gar nichts mit dem Auge zu tun hat.

Ebensowenig wie die Cuticula ist deren Matrix irgendwie verändert. Auf ihrer ganzen Ausdehnung sind kleine Pigmentkörner in sie eingestreut, die auch nicht an der Stelle, an der die Retina liegt, aussetzen (Fig. 10).

Diese ist von der Hypodermis durch deren Basalmembran getrennt. Nach BERNARD ist ihre Gestalt häufig unregelmäßig. Bei *Daesia* und auch bei *Solpuga* zeigte sie auf medianen Schnitten eine halbkuglige bis elliptische Begrenzung. In ihr liegt nur eine Art von Zellen, die alle einen reichlichen Pigmentschleim besitzen. Die Gestalt der einzelnen Zellen ist keulenförmig. Das dickere Ende liegt proximal. In diesem ruht ein runder Kern, der ähnliche Färbbarkeit hat wie die Retinazellkerne der Hauptaugen. Das Plasma der Zellen ist ziemlich grobkörnig. Nach vorn wird der Pigmentbelag dünner, und hier sind noch wenige Rhabdome ausgebildet, die ähnlich zustandekommen wie bei den Hauptaugen. Gerade diese Gebilde zeigen typische Rudimentationserscheinungen. Einmal bilden nicht mehr alle Zellen Stäbchen aus, sondern diese Fähigkeit scheint nur den mittleren erhalten geblieben zu sein; dann sind diese Gebilde selbst nicht mehr scharf von dem in dieser Partie sich dunkler färbenden Plasma abgegrenzt; die lattenzaunartige Struktur wie bei den Stäbchen der Hauptaugen konnte ich hier nicht beobachten.

Auf die Retinazellen folgt eine fibrilläre Lage, deren Fasern aus einem weiter proximal liegenden Ganglion kommen. Zwischen beide schiebt sich jedoch eine Membran, die streckenweise deutlich zu erkennen ist. Doch kann ich nicht sagen, ob diese Lamelle die Basalmembran einer Postretina ist oder ein rein mesodermales Produkt. Es lassen sich an ihr Bindegewebskerne unterscheiden, während innerhalb der Lamelle keine Kerne zu finden waren.

Das Ganglion besteht im wesentlichen aus einem ziemlich



lockeren fibrillären zentralen Teil, um den Ganglienzellen herumliegen. Den Verlauf des aus ihm proximal austretenden Nerven zum Gehirn konnte ich nicht feststellen.

Können wir dem beschriebenen Organ noch Lichtsinnesfunktion zuschreiben? Dafür, daß es noch Lichtreize zu recipieren imstande ist, spricht der große nervöse Apparat, mit dem es in so enger Verbindung steht. Dagegen spricht, daß die Hypodermis durchweg pigmentiert sich vor den Retinazellen hinzieht und daß in diesen Zellen selbst eine Reduzierung der recipierenden Elemente eingetreten ist. Außerdem ist auch zu beachten, daß das unter dem Auge liegende Ganglion, entgegen dem Verhalten, das es bei anderen Arthropoden immer aufweist, ein lockeres Gefüge besitzt. Vielleicht darf auch dies als eine Degenerationserscheinung betrachtet werden.

Da mir selbst zu wenig Material zur Verfügung stand, um Vergleiche zwischen verschiedenen Arten anzustellen, will ich hier darauf verzichten, meinen Standpunkt in irgendeiner Art festzulegen. Mir scheint nur so viel sicher zu sein, daß bei dem Mangel einer eigentlichen Linse eine Bildentstehung nicht mehr zustande kommen kann und daß höchstens noch an ein Richtungssehen gedacht werden darf.

### Literaturverzeichnis.

- BERNARD, H. M., 1894, Lateral eyes in the Galeodidae, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 13, p. 517—520 und 3 Textfigg.  
 —, 1895, The comparative morphology of the Galeodidae, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 6, 1894—1897, p. 305—415, tab. 27—34.  
 DUFOUR, L., 1862, Anatomie, physiologie et histoire naturelle des Galéodes, in: Mém. Acad. Sc. Paris, Vol. 17, p. 338—446.  
 HEYMONS, R., 1902, Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen nebst Beiträgen zur Systematik derselben, in: Anhang Abh. Akad. Wiss. Berlin v. Jahre 1901, p. 1—65.  
 KRAEPELIN, K., 1901, Palpigradi und Solifugae, in: Tierreich, Lief. 12, p. 1—159 und 118 Textfigg.  
 PURCELL, F., 1894, Über den Bau der Phalangidenaugen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, p. 1—54, tab. 1—2.

### IV. Die Augen der Pseudoscorpioniden.

(Taf. 39.)

Noch dürftiger als unsere Kenntnis der Augen der Solifugen ist unser Wissen über die Lichtsinnesorgane der Pseudoscorpio-

niden. Waren dort in der Literatur doch wenigstens einige wenige Angaben über die Bildung und den Bau der Augen zu finden, so lassen uns hier in diesem Punkte die embryologischen Arbeiten völlig im Dunkeln. Denn die Untersuchungen von METSCHNIKOFF und BARROIS über die Entwicklungsgeschichte von *Chelifer* beschäftigen sich nicht mit der Ontogenese der Augen. Nur in der Arbeit von BERNARD, „On the Chernetidae“, sind den Augen von *Obisium* zwei Absätze gewidmet.

Die Tatsache, daß wir keine spezielle Untersuchung über die Augen der Pseudoscorpioniden besitzen, hat wohl ihren Grund in der außerordentlichen Kleinheit dieser Organe und in dem variierenden Auftreten derselben. Letzteres benutzt PICKARD-CAMBRIDGE in seiner „Monograph of the British Species of Chernetidae“ zu einer Trennung der Pseudoscorpione in 3 Gruppen:

1. solche mit 4 Augen (*Chthonius* und *Obisium*).
2. „ „ 2 „ (*Roncus* und *Chelifer*).
3. „ „ 0 „ (*Chernes* und *Chiridium*).

Der systematische Wert des Vorkommens und der Anzahl der Augen wird von SIMON lebhaft bestritten.

Ohne auf die Gründe für und wider hier näher einzugehen, wollen wir hier die Einteilung von PICKARD-CAMBRIDGE adoptieren, weil sie für unsere Zwecke die passendste ist. Doch will ich gleich von vornherein feststellen, daß die 3 Gruppen keine exakte Trennung von augenlosen Arten und solchen mit Augen ermöglichen lassen. Denn die Untersuchung von *Chelifer cermanicus* zeigte, daß bei diesem Tiere an der Stelle der beiden Augen noch helle Flecken in dem dunkleren Chitin vorhanden sind, daß aber keine Spur einer Linsenbildung zu beobachten ist und daß die Hypodermis unverändert auch unter der helleren Zone hinläuft.

Die Untersuchung der Augen der Pseudoscorpioniden ist durch die Kleinheit dieser Gebilde sehr erschwert. Es ist nötig, ganz dünne Schnitte anzufertigen. (Schnitte über 5  $\mu$  Dicke sind meist unbrauchbar.) Ihre Herstellung erfordert äußerste Sorgfalt. Denn obgleich das Chitin hier nicht von der Härte ist wie bei anderen Arachnoideen, so neigt es doch gerade in den vorderen Regionen, in denen die Augen liegen, infolge der dort ansitzenden ziemlich kräftigen Cheliceren und Pedipalpen zu Zersplitterungen und Zerreißungen, denen dann fast immer die Augen zum Opfer fallen. Die Methode, das Chitin vor dem Schneiden abzusprengen, führte hier nicht zum Ziel. Am besten erwies sich die Einbettung in Celloidin-

Paraffin und Schneiden mit schräggestelltem Messer. Doch geht es auch dann nicht ohne gelegentliche Zerreißen ab. Die Färbungen waren dieselben wie früher.

Ich war in der angenehmen Lage, Vertreter der 3 erwähnten Gruppen untersuchen zu können. *Obisium muscorum*, *Chelifer cancrroides* und *Ch. cermanicus* verdanke ich wieder der Freundlichkeit von Herrn Prof. Dr. KRAEPELIN, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen Dank aussprechen will. 2 weitere Exemplare von *Obisium sp.* erhielt ich durch meinen Freund Herrn Dr. LUDWIG NICK aus den reichen Sammlungen des Senckenbergischen Naturhistorischen Museums zu Frankfurt. Auch ihm sei hier bestens gedankt. *Chelifer degeeri* sammelte ich in Bienenkasten, und *Chernes cimmoides* fand sich in der hiesigen Institutssammlung.

Mit Ausnahme der von mir gesammelten Tiere waren alle in Alkohol konserviert. Doch war ihr Erhaltungszustand im großen und ganzen befriedigend. Die beiden Exemplare von *Obisium* waren sogar von einer ganz vorzüglichen Beschaffenheit. *Chelifer degeeri* fixierte ich in Alkohol-Formol-Eisessig und in Pikrinsalpetersäure, beides mit gutem Erfolge.

Die Untersuchung zeigt, daß die Formen mit 4 Augen auch die am besten ausgebildeten Augen besitzen. Ich möchte deshalb annehmen, daß der Augentypus von *Obisium* und *Chthonius* über *Chelifer* und *Roncus* zu *Chernes* und *Chiridium* eine Rudimentation erfahren hat, womit jedoch nicht gesagt werden soll, daß die 4äugigen und 2äugigen als die Stammformen der augenlosen anzusehen seien.

Die Ausbildung der Augen der Pseudoscorpioniden, wenigstens in der höchsten Vollkommenheit, ähnelt in sehr vielem dem Bau der Seitenaugen der Pedipalpen.

Die Augen von *Obisium* heben sich von außen von dem dunklen Körperintegument als zwei helle konvexe Stellen ab.

BERNARD, der sie als erster und einziger untersuchte, gibt p. 426 eine Beschreibung und in fig. 65, tab. 32 eine Abbildung derselben. Beide treffen im großen und ganzen das richtige. „The lenses were not very compact, the layers of chitin showing in section a loose lamination which, if not due to the action of alcohol, must detract from dioptric efficiency.“ Es erübrigt nur noch hinzuzufügen, daß die Gestalt der Linse eine plan- bis konvexkonkave ist. Die ziemlich dicke Cuticula wölbt sich über dem Auge etwas vor, wobei sie aber nur wenig anschwillt. Ihre distale, am übrigen Körper gelbbraune Lamelle wird farblos und wesentlich dünner; die proximale bleibt



an Dicke gleich, und die mittlere bestreitet hauptsächlich die Volumvergrößerung (Fig. 1 u. 2, Taf. 39).

Unter der Linse zieht die Hypodermis in ziemlich unveränderter Ausbildung hin. Die einzelnen Zellen werden nur um ein geringes höher und etwas plasmaärmer (Fig. 1 u. 2). Der Kern dieser „Glaskörperzellen“ übertrifft den der anderen Hypodermiszellen nur um ein geringes. BERNARD hatte diese Schicht bereits gesehen. „The cells secreting the lens form a very distinct layer, the vitreous body.“

Zwischen dem Glaskörper und den Retinazellen zieht bei *Obisium* eine Lamelle, die sich zu der Basalmembran der Hypodermis und zu der postretinalen Membran genau so verhält wie dort die präretinale Membran bei den anderen Arachniden, deren Auge ein Glaskörper besitzt. Überall ist diese präretinale Membran doppelt. Zweifels- ohne besteht sie auch bei *Obisium* aus zwei Lamellen, obgleich ich dies infolge der Kleinheit der Elemente nicht genau entscheiden konnte.

Von der nun folgenden Retina sagt BERNARD: „The retinal cells were very large and seemed to be continued into rods, the distal ends of which were embedded in the pigment-cells forming the cup. I could not find out the connection between the nerve and these inverted retina cells.“

Die Retinazellen sind gegenüber den übrigen histologischen Elementen des *Obisium*-Körpers wahre Riesenzellen (Fig. 1 u. 2). Die Anzahl derselben ist gering und dürfte die Zahl 20 wohl kaum überschreiten. Ihre Gestalt ist keulenförmig, wobei das dicke Ende distal liegt. In diesem ruht der große, ovale bis runde Kern. Er ist ziemlich chromatinreich und weist neben kleineren randlichen Nucleoli einen deutlichen zentralen Kernkörper auf. In dem zugespitzten proximalen Teile der Retinazellen werden an den gegen- seitigen Berührungsflächen derselben Rhabdome ausgebildet. Ihre feinere Struktur ist aus Fig. 1 zu ersehen. Sie liegen am Rande der Zellen und heben sich in einem von ihnen nach dem Zellinnern liegenden hellen Hofe deutlich ab. Die Trennungslinie zweier einander anliegender Rhabdome tritt scharf hervor, da sich das Stäbchen an der Berührungsstelle schwächer färbt als an seinem inneren Rande. Ein Stiftchensaum ist nicht deutlich zu erkennen. Die Längsseiten der äußeren Retinazellen, die dem Tapetum anliegen, bilden keine Rhabdome aus.

Das Plasma der Retinazellen zeigt in der Nähe des Kernes und auch etwas in der Mitte körnige Struktur, während sonst die fibrilläre Ausbildung vorherrscht. Der Verlauf der Nervenfasern in der Zelle ist nicht zu erkennen. Die Nervenfasern stammen von dem Nervus opticus, der von vorn seitlich direkt unter der Hypodermis an die Augen heranzieht, sich teilt, in das Auge eindringt und seine einzelnen Nervenfasern, immer mehrere in eine Zelle, zu den recipierenden Elementen schickt. Die Fasern treten in die Retinazellen in der Höhe des Kernes ein (Fig. 2).

Was die Ganglia optica betrifft, so konnte ich hier nicht mit absoluter Sicherheit entscheiden, wie die Verhältnisse liegen. Es scheint mir, daß der Lobulus opticus superior, der bei den anderen Arachnoideen (z. B. Scorpione und Araneen) die Hauptaugen mit Nerven versorgt, hier bis auf zwei kleine fibro-ganglionäre Komplexe medio-dorsal auf den Lobus cereбрalis rückgebildet ist, eine Erscheinung, wie wir sie durch die Untersuchungen von SAINT-REMY bei *Segestria perfida* (p. 186) kennen, wo die Hauptaugen fehlen und daher auch nur ein Lobulus inferior ausgebildet ist. Die Nerven für die zwei Paar Augen, die bei *Obisium* vorhanden sind, entspringen latero-dorsal an dem vorderen Ende des Gehirns, also an der dem Lobulus opticus inferior entsprechenden Stelle. Für jede Seite wird ein Nerv abgegeben, der beide Augen innerviert.

Nach hinten folgt auf die Retina ein sehr stark ausgebildetes Tapetum. Dieses kommt an Volumen mindestens dem übrigen Auge gleich. Es besteht aus einer fibrillären Lage, in der die einzelnen Fasern konzentrisch gegen den Augenbecher geschichtet sind (Fig. 1 u. 2). Im durchfallenden Lichte heben sich die einzelnen Fibrillen deutlich gegeneinander ab und glänzen in einem hellen Gelb; bei auffallendem dagegen verschwindet die fibrilläre Struktur, und die ganze Lage leuchtet in einem einheitlichen, sehr intensiven Silberblau. Kerne liegen nur an der Seite, in der Nähe der Hypodermis. Sie erscheinen flach gedrückt und chromatinreich.

Nach hinten bildet das Tapetum eine kräftige Membran aus, die durch spärliche Bindegewebszellen verstärkt sind. Vorn seitlich geht diese postretinale Membran in die Basalmembran der Hypodermis über. Weitere Anhaltspunkte über die Art und Weise, wie sich das Tapetum seiner Entstehung nach zu der Hypodermis verhält, konnte ich nicht gewinnen. Da mir jegliches embryonale Material fehlte, muß ich darauf verzichten, etwas über die ontogenetischen Beziehungen der einzelnen Lagen des Auges zu äußern.

Auffallend ist die Tatsache, daß das Auge von *Obisium* jeglichen Pigments entbehrt, ein Umstand, der seine Begründung in der Lebensweise der Tiere haben mag. *Obisium* lebt wie alle Pseudoscorpioniden an Orten mit diffuser Beleuchtung oder gar in ständiger Dämmerung. Das erklärt sowohl den Mangel eines Lichtschutzes, d. h. von Pigment, als auch die starke Ausbildung eines Lichtreflektors, des Tapetums. An ein Bildsehen darf wohl bei der mangelhaften Isolation der einzelnen Rhabdome — Fehlen von Pigment und unscharfe Abgrenzung der Rhabdome — kaum gedacht werden. Die Funktion dieser Augen ist mit einem Richtungssehen jedenfalls erschöpft.

*Chelifer degeeri* und *Ch. cancroides*.

Die Gattung *Chelifer* hat, wie anfangs erwähnt, nur zwei Augen. Schon äußerlich unterscheiden sich diese von den Augen von *Obisium* dadurch, daß ihr Glanz dem jener um ein Beträchtliches nachsteht. Auf Schnitten tritt die Ursache davon klar zutage. Es fehlt jegliches Tapetum (Fig. 3 u. 4). Die Lage, die dort die Hälfte des Auges ausmacht, ist hier vollständig rückgebildet. Auch sonst zeigt das ganze Gebilde durchweg Degenerationserscheinungen. Eine Ausbildung von Rhabdomen findet nicht mehr statt; die Retinazellen haben ihre regelmäßige Gestalt und Anordnung aufgegeben, ja eine exakte Scheidung in Retina- und Glaskörperzellen ist schwierig. Auf den ersten Blick erweckt das Auge von *Chelifer* den Eindruck eines Haufens von Hypodermiszellen. Bei näherem Zusehen unterscheiden sich die Kerne dieses Komplexes durch ihre Größe von den Hypodermiszellkernen, und auch innerhalb der Anhäufung lassen sich noch zweierlei durch ihre Gestalt und Färbbarkeit verschiedene Kerne erkennen.

Die größeren, ovalen bis runden Kerne, von denen etwa 16—20 vorhanden sind und deren Chromatin hauptsächlich peripher liegt, gehören Zellen zu, die als Retinazellen angesprochen werden müssen. Sie haben ihre keulenförmige Form völlig verloren und liegen unregelmäßig, einander deformierend, in einem wirren Haufen. Ihr Plasma zeigt fibrilläre Struktur und färbt sich in der Nähe des Kernes weniger stark als an den Zellgrenzen (Fig. 3). Diese selbst sind nicht deutlich zu erkennen. Nach innen, d. h. proximal, bilden die Zellmembranen eine als postretinale Membran anzusehende Lamelle, an die sich nur spärlich Mesodermzellen anlegen. Innerhalb des Gebildes finden sich häufig kleinere Vacuolen. Doch weiß



ich nicht, inwieweit an deren Zustandekommen die Fixierung beteiligt ist.

Die andere Art Kerne ist kleiner und stärker färbbar (Fig. 4). Sie gruppieren sich seitlich an den Stellen, an denen die Hypodermis das Auge erreicht; zweifelsohne gehören sie dem Glaskörper an. Dieser zeigt aber gegenüber den Retinazellen keine deutliche Abgrenzung in Form einer präretinalen Membran, sondern diese schieben sich zum Teil in ihn hinein (Fig. 3). Das Plasma der Glaskörperzellen ist etwas heller als das der Retina- und Hypodermiszellen und zeigt schwach fibrilläre Struktur parallel zur Linse.

Diese selbst stellt bei *Chelifer deggeri* eine schwach bikonvexe, bei *Chelifer cancroides* eine plankonvexe Chitinverdickung dar, die gleichen Bau wie die Linse von *Obisium* zeigt.

An das Auge tritt hier ebenso wie dort von vorn seitlich ein Nerv heran, der in das Auge eindringt und sich darin aufspaltet. Sein Verlauf zum Gehirn ist ein ähnlicher wie bei *Obisium*. Pigment fehlt auch bei *Chelifer* völlig.

#### *Chelifer cermanicus.*

Diese Art stand mir nur in einem Exemplar zur Verfügung. Von außen erkennt man unter dem Binokular beiderseits nur eine ganz schwache helle Stelle in dem braunen Thorax. Auf Schnitten zeigt sich, daß dies durch das Dünner- und Farbloswerden der distalen braun gefärbten Cuticulalamelle bedingt ist. Im übrigen ist aber das Integument unverändert, und es kommt nicht zur Ausbildung einer linsenartigen Verdickung. Auch fehlt jede Spur von Glaskörper- oder Retinazellen. Die Hypodermis zieht in gleicher Ausbildung unter dem dunklen, wie hellen Chitin hin.

Es ist hier also schon eine vollständige Rudimentation des Auges eingetreten, und nur noch ein heller Fleck ist Zeuge seines einstigen Vorhandenseins.

Bei *Chernes* und *Chiridium* ist auch noch dieser geschwunden, und nichts läßt mehr auf das Bestehen von Lichtsinnesorganen schließen. Die Tiere sind nur noch auf ihren photodermatischen Sinn angewiesen.

#### Literaturverzeichnis.

- BARROIS, J., 1896, Mémoire sur le développement des Chelifers, in: Rev. suisse Zool., Vol. 3, 1895—1896, p. 461—539, tab. 15—17.

- BERNARD, H. M., 1893, Notes on the Chernetidae, with special reference to the vestigial stigmata and a new form of trachea, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 24, Zool., 1894, p. 410—430, tab. 31 u. 32.
- METSCHNIKOFF, E., 1871, Entwicklungsgeschichte des Chelifer, in: Z. wiss. Zool., Vol. 21, p. 513—526, tab. 38 u. 39.
- PICKARD-CAMBRIDGE, F. O., 1892, Monograph of the British species of Chernetidae, Dorchester.
- SAINT-REMY, G., 1897, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes Trachéates, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5bis, p. 1—274, tab. 1—14 u. 10 Textfigg.
- SIMON, E., 1879, Les Arachnides de France, Paris, Vol. 7, p. 1—78, tab. 17—19.
-

## Erklärung der Abbildungen.

<i>B. M</i> Basalmembran	<i>Pg. Z. K</i> Kerne der Pigmentzelle
<i>Bl. L</i> Blutlacune	<i>P.</i> Phaosphäre
<i>Cu</i> Cuticula	<i>P. K</i> Porenkanal
<i>Gl. K</i> Glaskörper	<i>P. M</i> postretinale Membran
<i>Gl. K. K</i> Kerne des Glaskörpers	<i>P. R</i> Postretina
<i>G. Z. K</i> Ganglienzellkern	<i>P. R. K</i> postretinale Zellkerne
<i>Hg</i> Hypodermis	<i>Pr. K</i> präretinale Kerne
<i>I</i> Iris	<i>Pr. M</i> präretinale Membran
<i>I. Rh</i> interrhabdomerer Hohlraum	<i>Pr. M<sup>1</sup></i> distale Lamelle der präreti-
<i>K</i> Körperchen in den Retinazellen	nalen Membran
<i>K. P. R</i> Kerne der Postretina	<i>Pr. M<sup>2</sup></i> proximale Lamelle der prä-
<i>L</i> Linse	retinalen Membran
<i>L<sup>1</sup> 4.</i> Schicht der Linse	<i>R</i> Retina
<i>M</i> Mesoderm	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>M. K</i> mesodermale Kerne	<i>R. Z</i> Retinazelle
<i>N</i> Nerv	<i>R. Z. K</i> Retinazellkerne
<i>N. F</i> Nervenfasern	<i>St. S</i> Stiftchensaum
<i>N. O</i> Nervus opticus	<i>T</i> Tapetum
<i>Pg</i> Pigment	<i>T. K</i> Kerne des Tapetums
<i>Pg. Z</i> Pigmentzelle	<i>Üb. Z</i> Übergangszellen

## Tafel 34.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Frontalauge von *Euscorpis carpathicus*.  
5  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, Pikro-Fuchsin, halbpigmentiert.  
320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS (EDINGER'scher Zeichenapparat).

Fig. 2. Querschnitt durch ein Frontalauge von *Scorpio rosellii*.  
10  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, schwach entpigmentiert. 250 : 1.  
Fluorit. Obj. 3,2 WINKEL, Ok. 2 WINKEL.



Fig. 3. Randpartie eines Längsschnittes durch ein Frontalauge von *Buthus afer*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. 500 : 1. Ok. 2 ZEISS, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 4. Querschnitt durch die Rhabdome von *Scorpio rosellii*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach BÖHMER (HANSEN), Eosin, schwach entpigmentiert. 500 : 1., Ok. 2 WINKEL, Öl-Immersion 22 mm WINKEL.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch die Retina und Postretina von *Scorpio rosellii*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, völlig entpigmentiert. 900 : 1. Ok. 4 ZEISS, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 6. Teil eines Längsschnittes der Retina und Postretina von *Buthus afer*. 10  $\mu$ . Nur schwach entpigmentiert. 500 : 1. Ok. 2 ZEISS, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 7. Querschnitt durch das Frontalauge von *Scorpio rosellii*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, völlig entpigmentiert. 500 : 1. Ok. 2 ZEISS, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

#### Tafel 35.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch das Hellauge (Frontalauge) von *Euscorpius carpathicus*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach BÖHMER (HANSEN). 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch das Dunkelauge (Frontalauge) von *Euscorpius carpathicus*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach BÖHMER (HANSEN). 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 10. Sagittalschnitt durch 2 Seitenaugen von *Euscorpius carpathicus*. Das erste ist median getroffen, das zweite nur in proximalen Teilen der Retina angeschnitten. 10  $\mu$ . Halbentpigmentiert, Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 11. Querschnitt durch ein Seitenauge von *Euscorpius carpathicus*. 5  $\mu$ . Halbentpigmentiert, Hämatoxylin nach BÖHMER (HANSEN), Pikro-Fuchsin. 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 12. Teil der Retina eines Seitenauges von *Heterometrus longimanus*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN, stark entpigmentiert. 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 13. Sagittalschnitt durch die Retina eines Seitenauges von *Euscorpius carpathicus*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach BÖHMER (HANSEN). 500 : 1. Ok. 2 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 14. Querschnitt durch die Rhabdome von *Scorpio rosellii*. 10  $\mu$ . Hämatoxylin nach HEIDENHAIN. 900 : 1. Ok. 4 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

## Tafel 36.

Fig. 1. Querschnitt durch die Frontalauge von *Thelyphonus caudatus*. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 75 : 1. Ok. 4 WINKEL, Obj. Fluorit 15 mm WINKEL.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Frontalauge von *Thelyphonus caudatus*. 5  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, halbentpigmentiert. 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 3. Querschnitt durch ein Frontalauge von *Tarantula palmata*. 10  $\mu$ . Hämalan nach BÖHMER (HANSEN). 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 4. Teil eines Querschnittes durch Glaskörper und Retina eines Frontalanges von *Thelyphonus caudatus*. 5  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, stark entpigmentiert. 500 : 1. Ok. 2 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 5. Teil der Postretina eines Hauptauges von *Thelyphonus caudatus*. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, völlig entpigmentiert, Ok. 4 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL.

Fig. 6. Querschnitt durch die Rhabdome eines Frontalanges von *Thelyphonus caudatus*. 5  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 900 : 1. Ok. 4 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 7. Querschnitt durch die Rhabdome eines Frontalanges von *Tarantula withei*. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 500 : 1. Ok. 2 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 8. Gebilde im proximalen Abschnitt der Retinazellen von *Thelyphonus caudatus*, Ok. 18 LEITZ, Öl-Imm. 22 mm WINKEL.

## Tafel 37.

Fig. 9. Schnitt durch die Linse und den Glaskörper eines Frontalanges von *Thelyphonus caudatus*. 10  $\mu$ . Hämalan nach BÖHMER (HANSEN). 200 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. C. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 10. Schnitt durch die Linse und den Glaskörper eines Frontalanges von *Tarantula palmata*. 10  $\mu$ . Hämalan nach BÖHMER (HANSEN). 200 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. C. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 11. Schnitt durch die Linse und den Glaskörper eines Frontalanges von *Titanodamon medius-johnstoni*. 10  $\mu$ . Hämalan nach BÖHMER (HANSEN). 200 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. C. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 12. Längsschnitt (schief zur Längsachse des Körpers) durch die Seitenaugen von *Tylopeltis stympsoni*. 10  $\mu$ . Hämalan nach BÖHMER (HANSEN). 200 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. C. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 13. Längsschnitt durch ein Seitenauge von *Tylopeltis stympsoni*. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, stark entpigmentiert. 320 : 1. Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 14. Teil eines Querschnittes durch ein Seitenauge von *Tarantula*

*vithei*. 5  $\mu$ . Hämalau nach BÖHMER (HANSEN). 500:1. Ok. 2 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 15. Retinazellen aus einem Seitenauge von *Typopeltis stymponsi*. 5  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 900:1. Ok. 4 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL.

### Tafel 38.

Fig. 1. Cephalothorax von *Solpuga flavescens*. Ansicht von oben.

Fig. 2. Cephalothorax von *Solpuga flavescens*. Ansicht von der Seite.

Fig. 3. Querschnitt durch das Auge von *Galeodes fatalis*. 10:1. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, stark entpigmentiert. 320  $\mu$ . Ok. 2 WINKEL, Obj. D. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 4. Schnitt durch die Linse von *Solpuga venator*. 10  $\mu$ . Hämalau nach BÖHMER (HANSEN). 70:1. Ok. 2 WINKEL, Obj. A. ZEISS, EDINGER'scher Zeichenapparat.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch das Auge von *Daesia hottentotta*. 7,5  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, völlig entpigmentiert. 900:1. Ok. 4 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 6. Querschnitt durch die Rhabdomregion von *Galeodes fatalis*. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 900:1. Ok. 4 WINKEL, Obj. Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

Fig. 7. Längsschnitt durch ein Rhabdom von *Solpuga flavescens*. Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. ca. 2000:1. Gez. mit Ok. 5,2, Öl-Imm. 1,8 mm.

Fig. 8. Querschnitt durch die Augen von *Daesia hottentotta* juv. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, entpigmentiert. 500:1. Ok. 2 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL.

Fig. 9. Teil eines Längsschnittes durch die Augen von *Daesia hottentotta* juv. 10  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, entpigmentiert. 500:1. Ok. 2 WINKEL, Öl-Imm. 22 mm WINKEL.

Fig. 10. Querschnitt durch ein rudimentäres Seitenauge von *Solpuga flavescens*. 7  $\mu$ . Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN. 590:1.

### Tafel 39.

Fig. 1. Nahezu medianer Querschnitt durch das Auge von *Obisium* sp. 7,5  $\mu$ . Hämalau nach BÖHMER (HANSEN). 500:1. Ok. 2 WINKEL, Obj. Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.

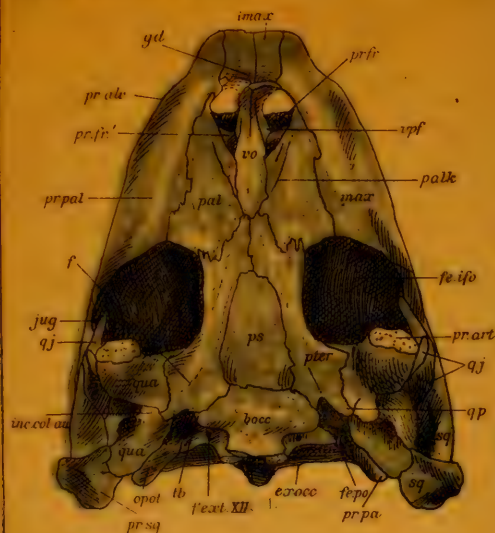
Fig. 2. Querschnitt, flach getroffen. Färbung und Vergrößerung wie bei 1.

Fig. 3 u. 4. Querschnitte durch das Auge von *Chelifer degeeri*. 5  $\mu$ . Hämalau nach BÖHMER (HANSEN). 500:1. Ok. 2, Obj. Öl-Imm. 22 mm WINKEL, ABBÉ'scher Zeichenapparat.









1.



2.

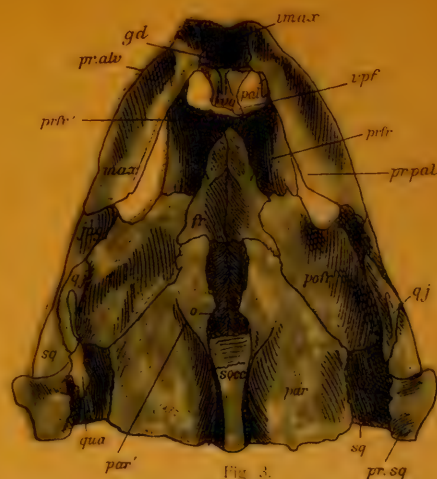
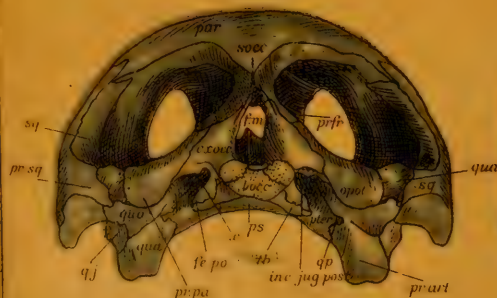


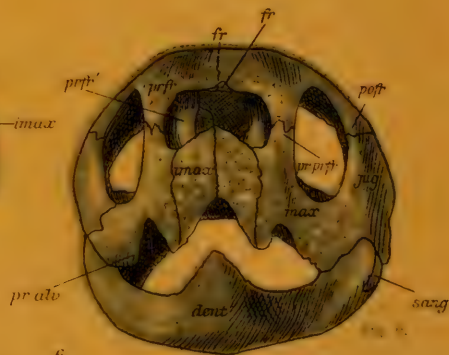
Fig. 3.  
3.



4.



5.



6.





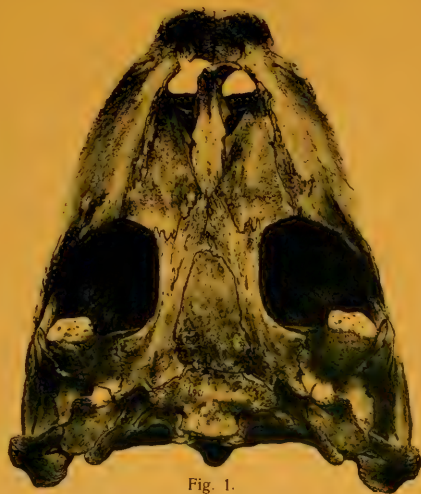


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

















Fig. 7.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 8.



Fig. 12.



Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 9.



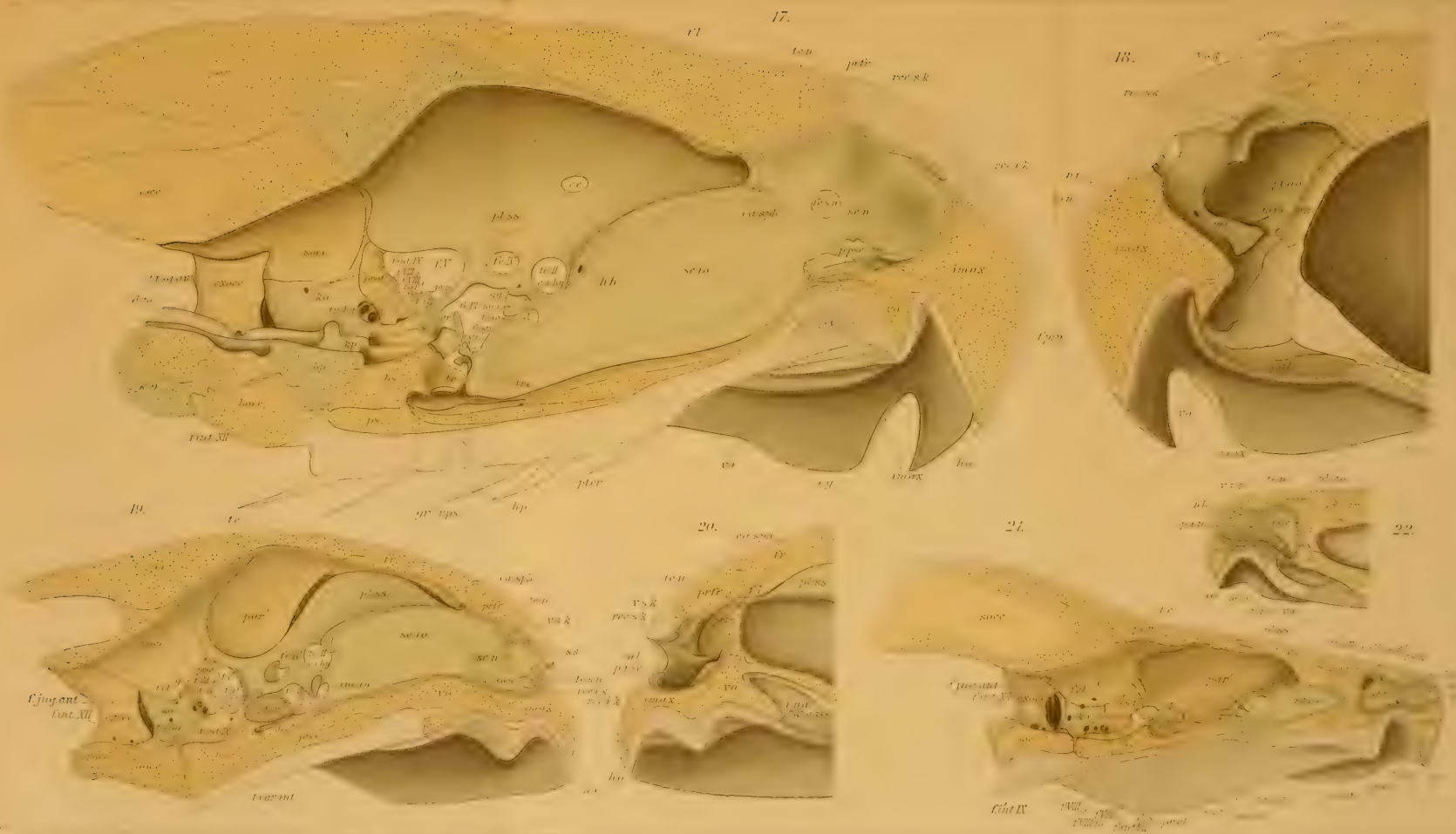
Fig. 15.



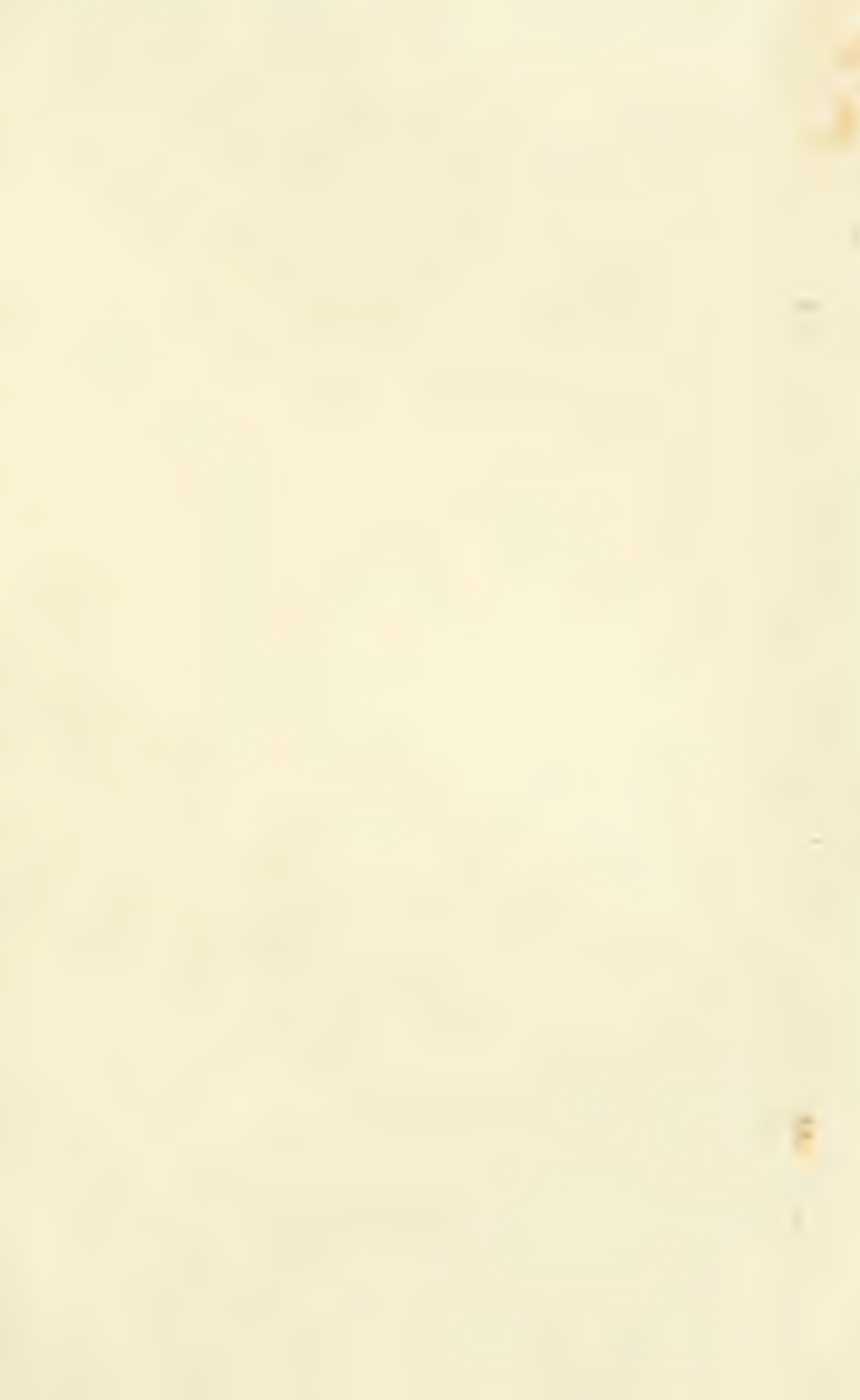
Fig. 16.







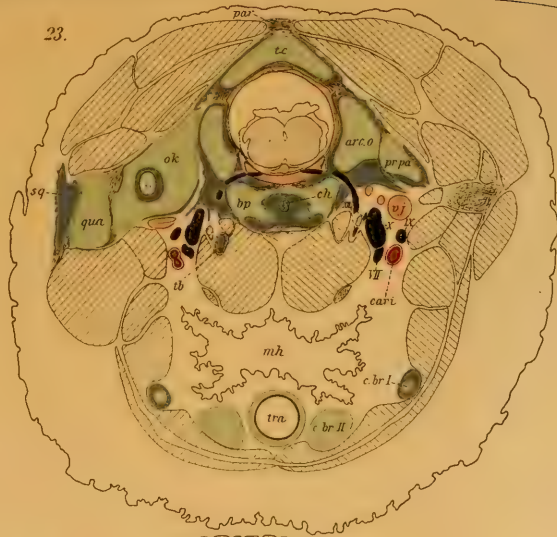




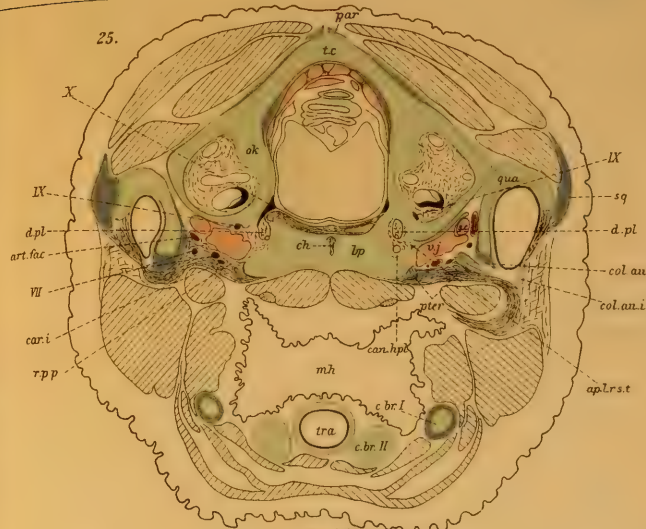




23.



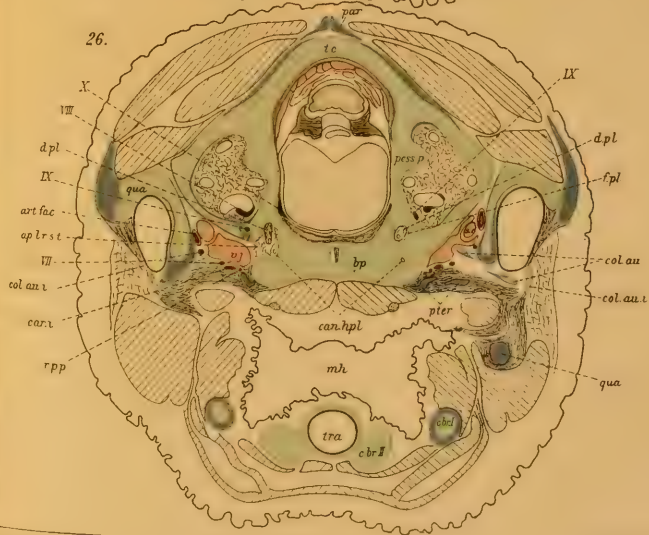
25.



24.



26.

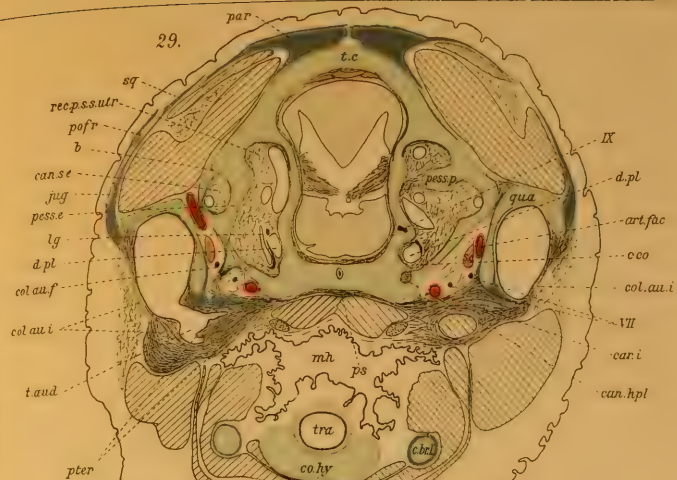
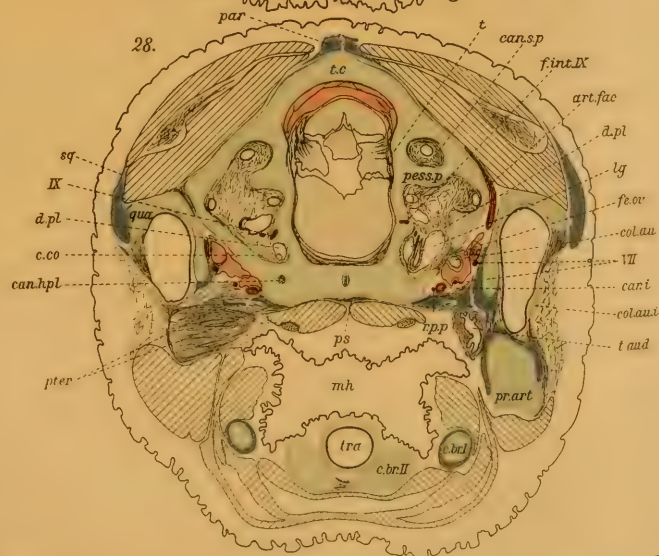
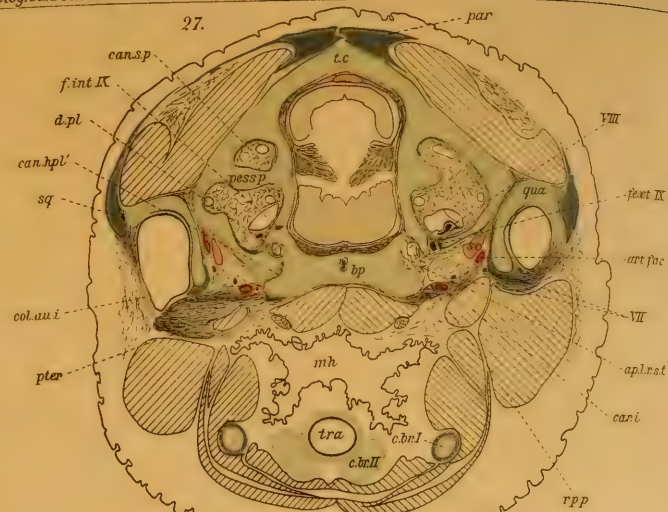












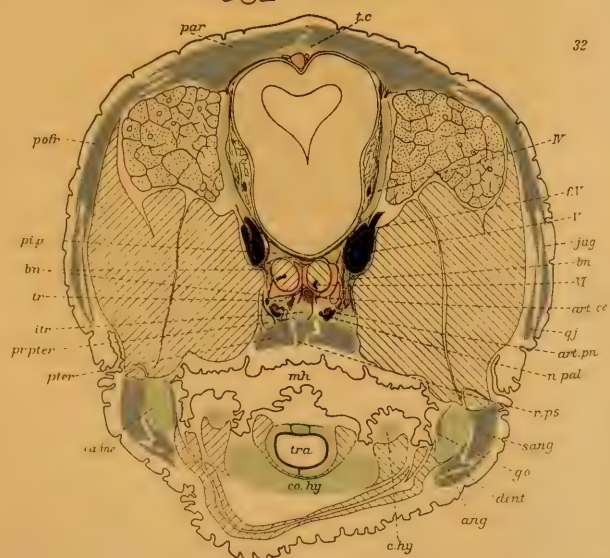
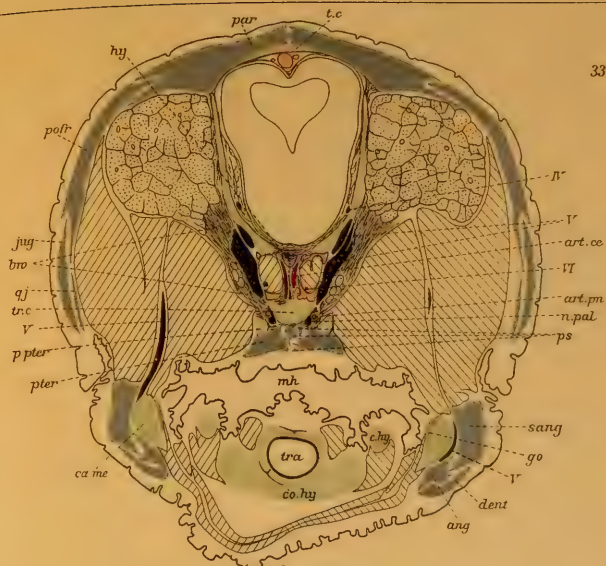
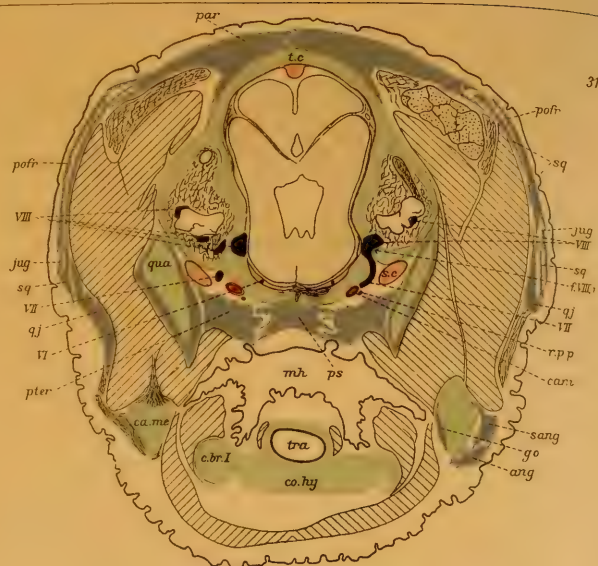




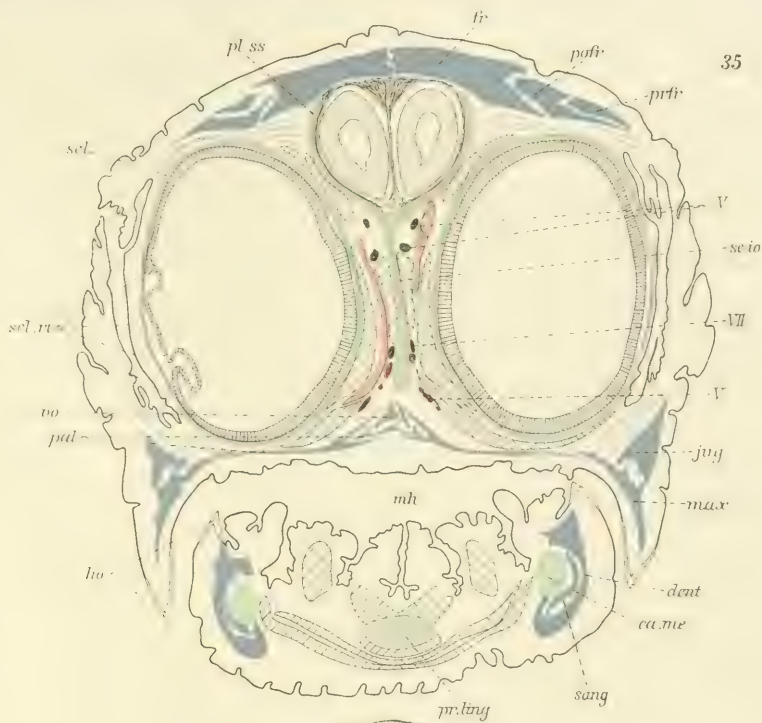




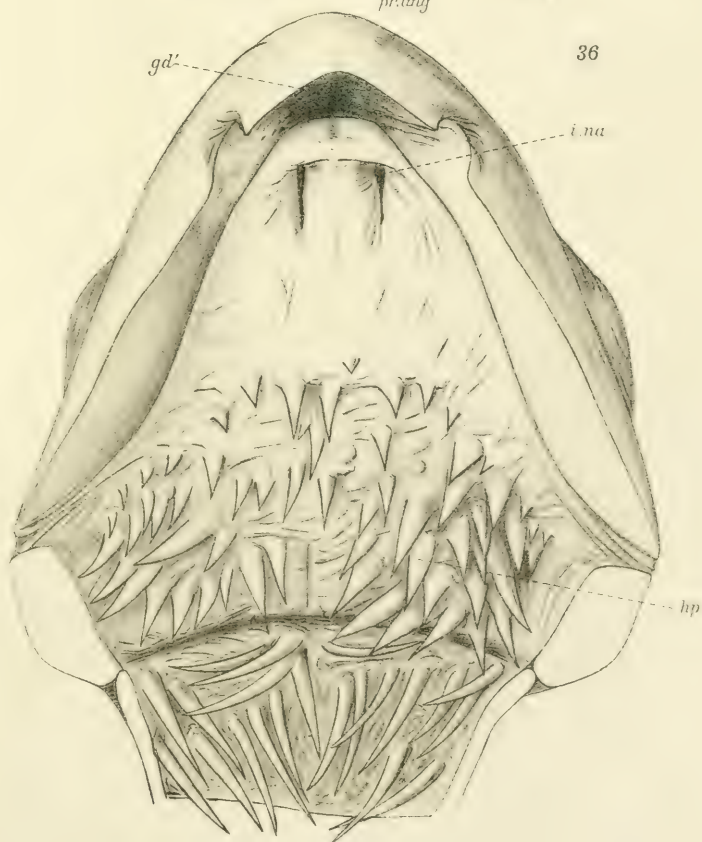








35



36









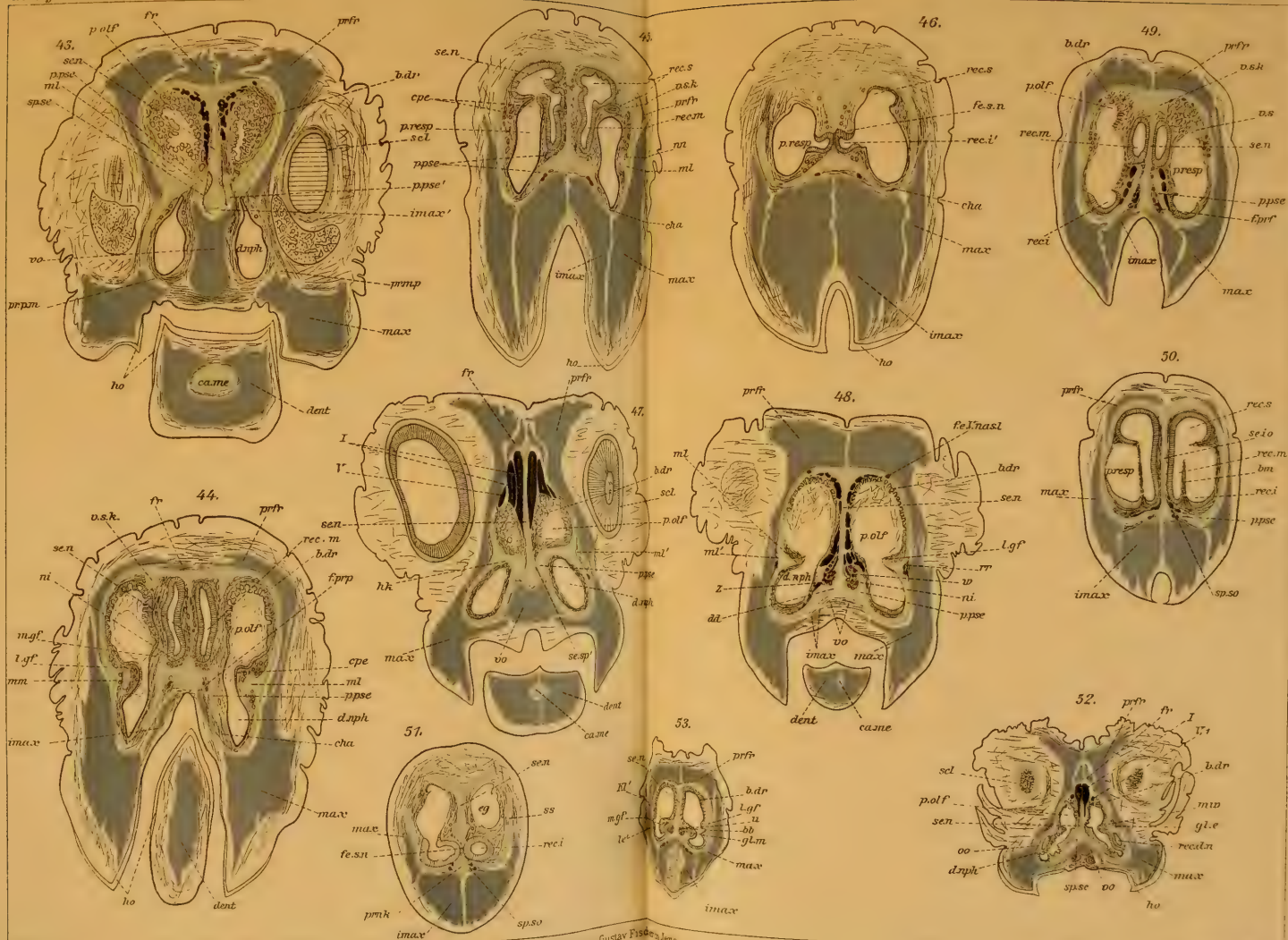










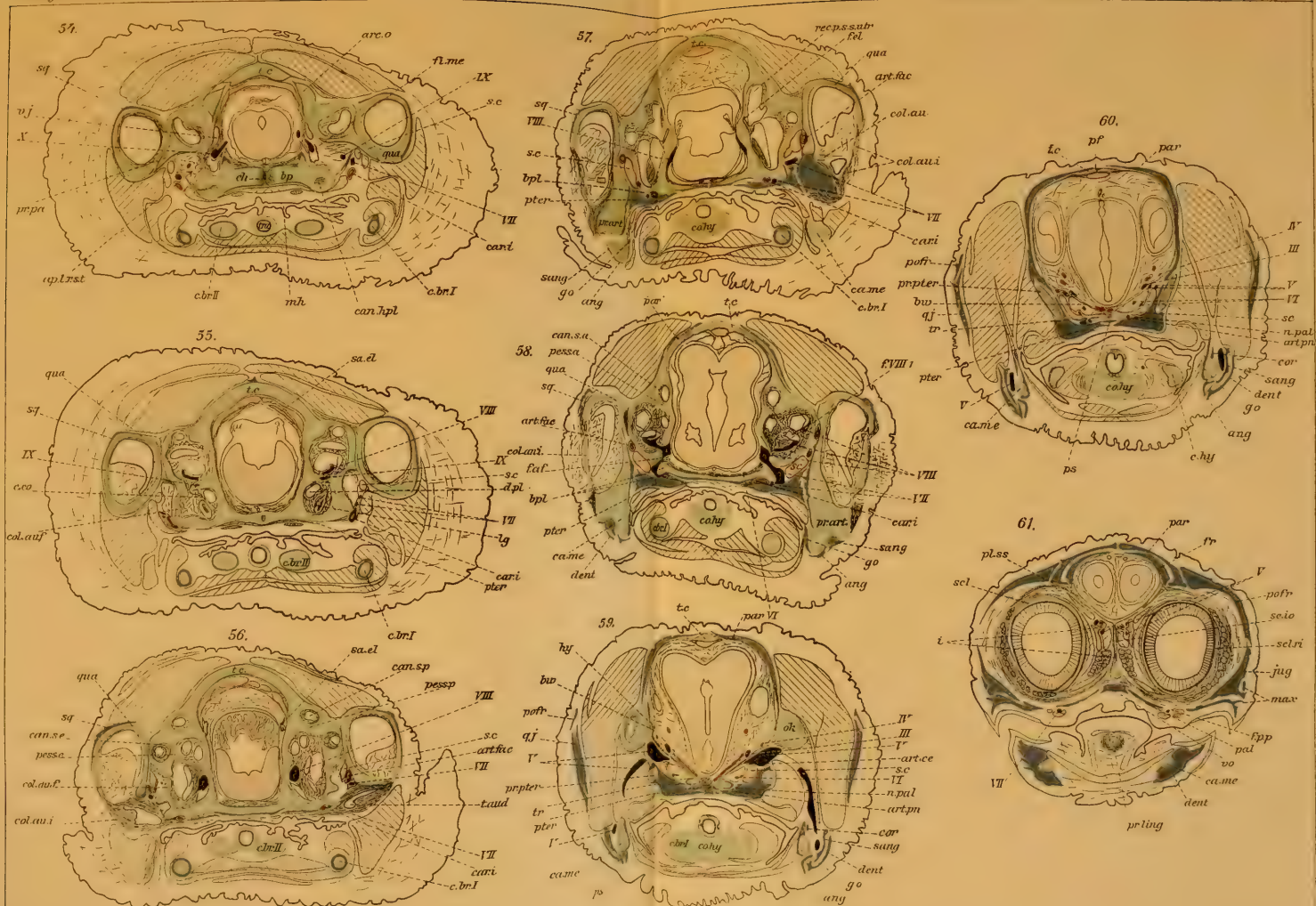










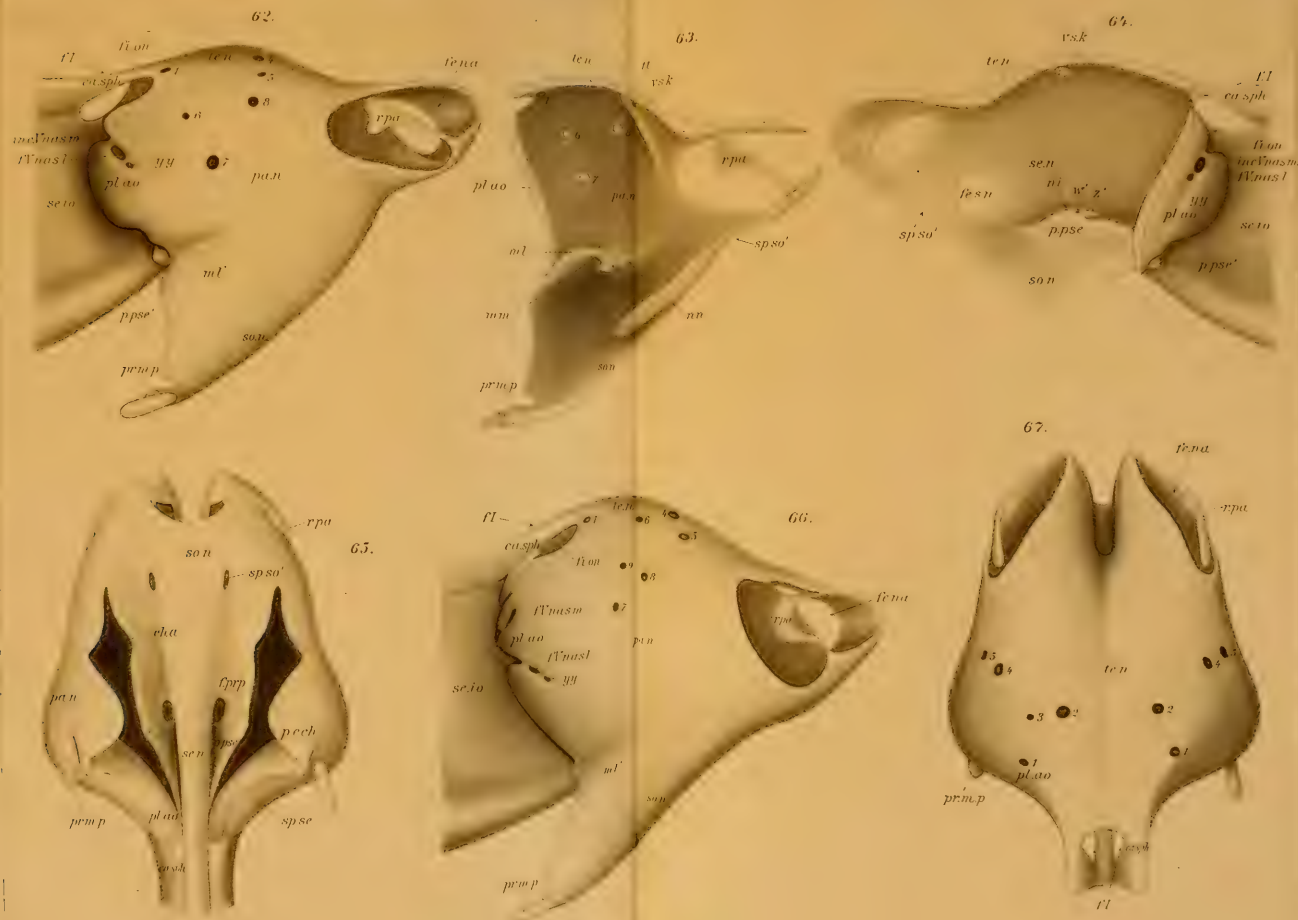




















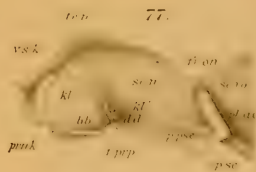
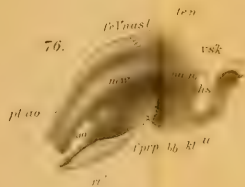
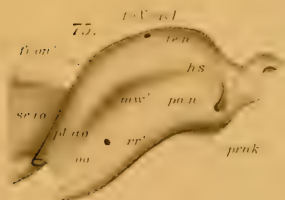
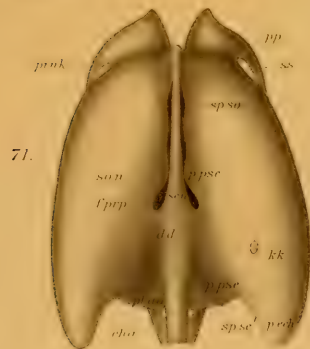












Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

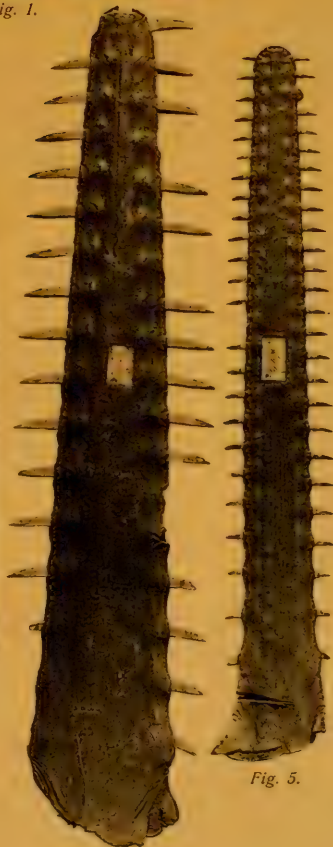


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

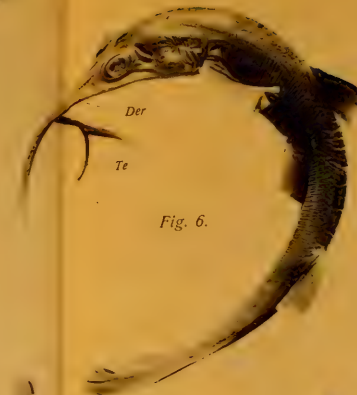


Fig. 7.



Fig. 8.



Fig. 9.



Fig. 10.



















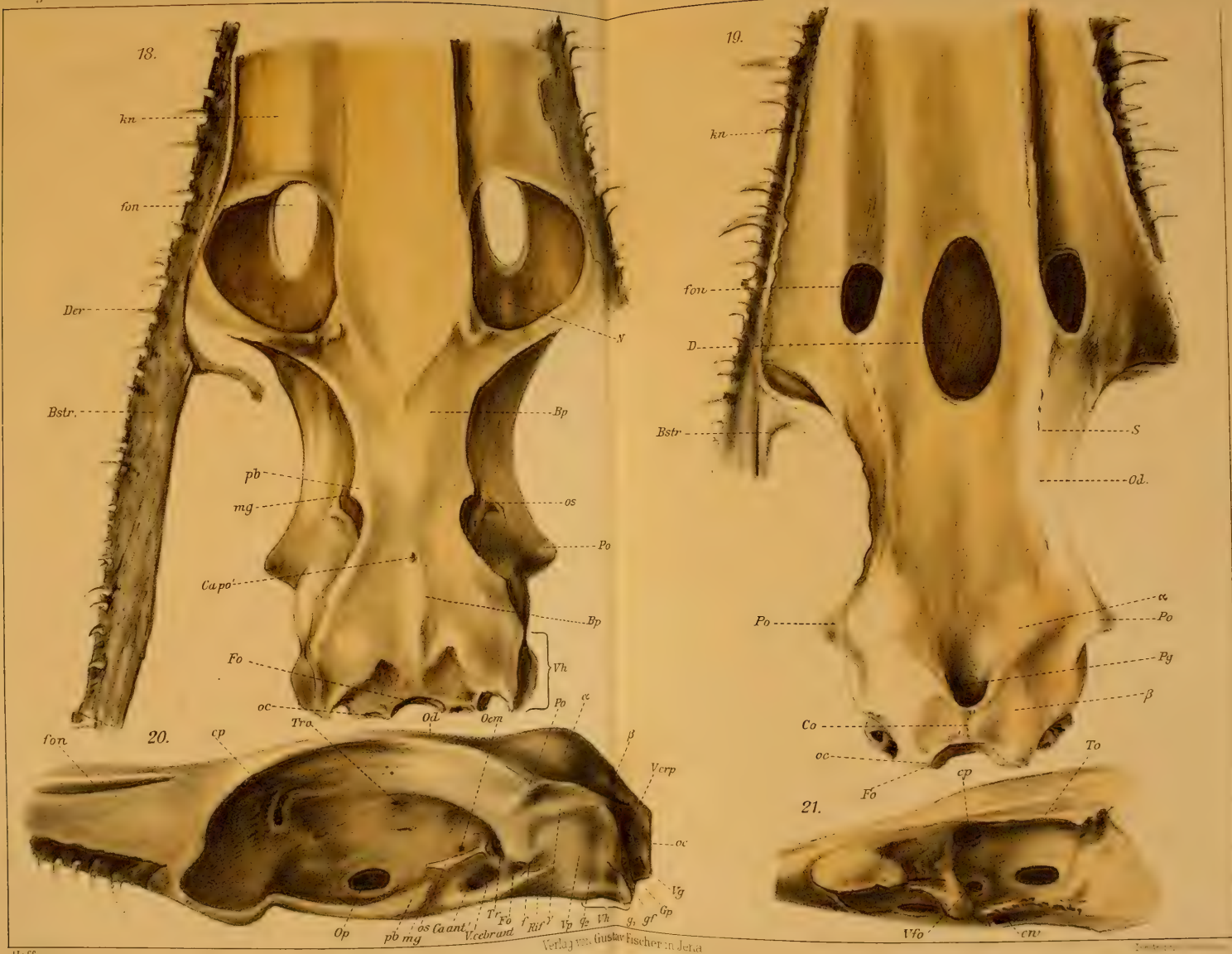












Fig. 26.



Fig. 23.

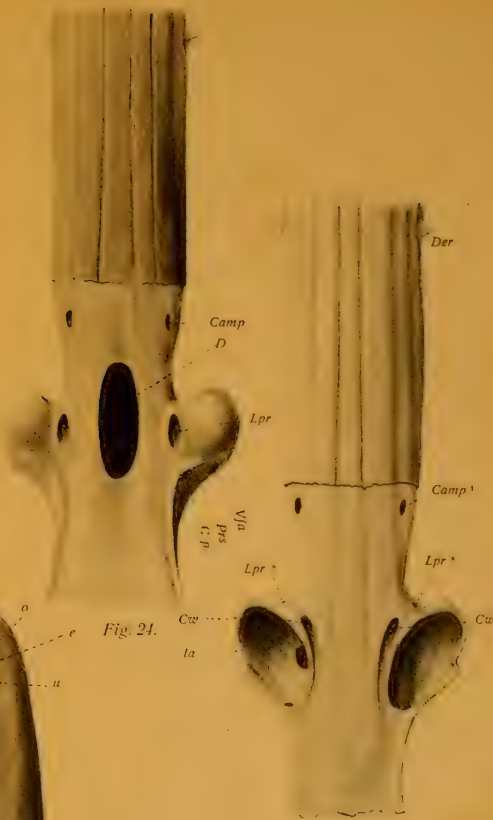


Fig. 24.

Fig. 25.



Fig. 22.



Fig. 28.

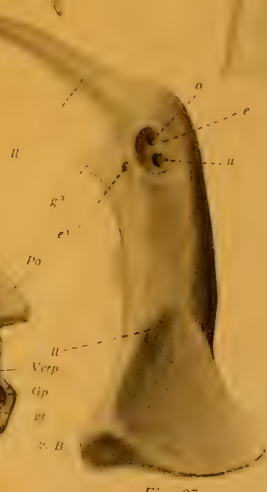


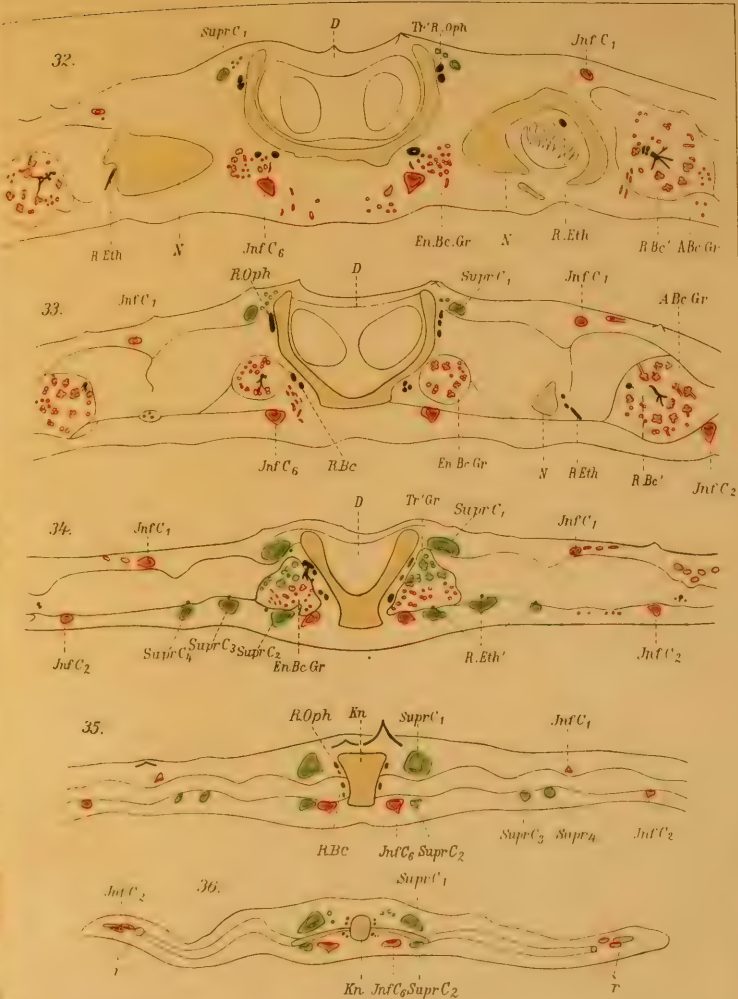
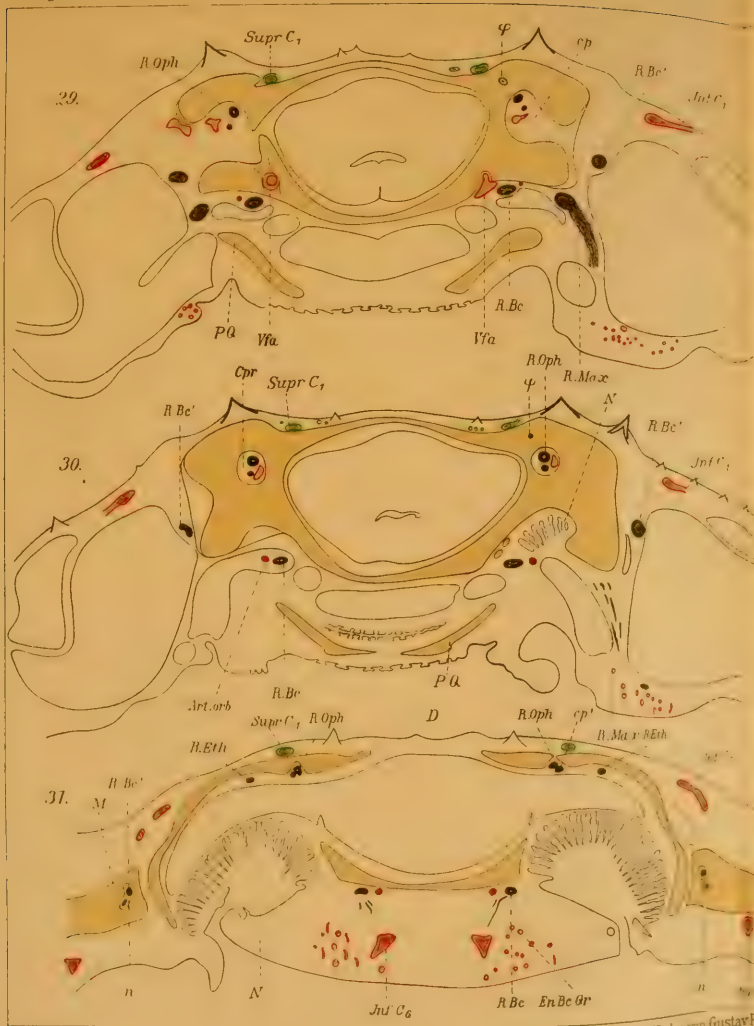
Fig. 27.









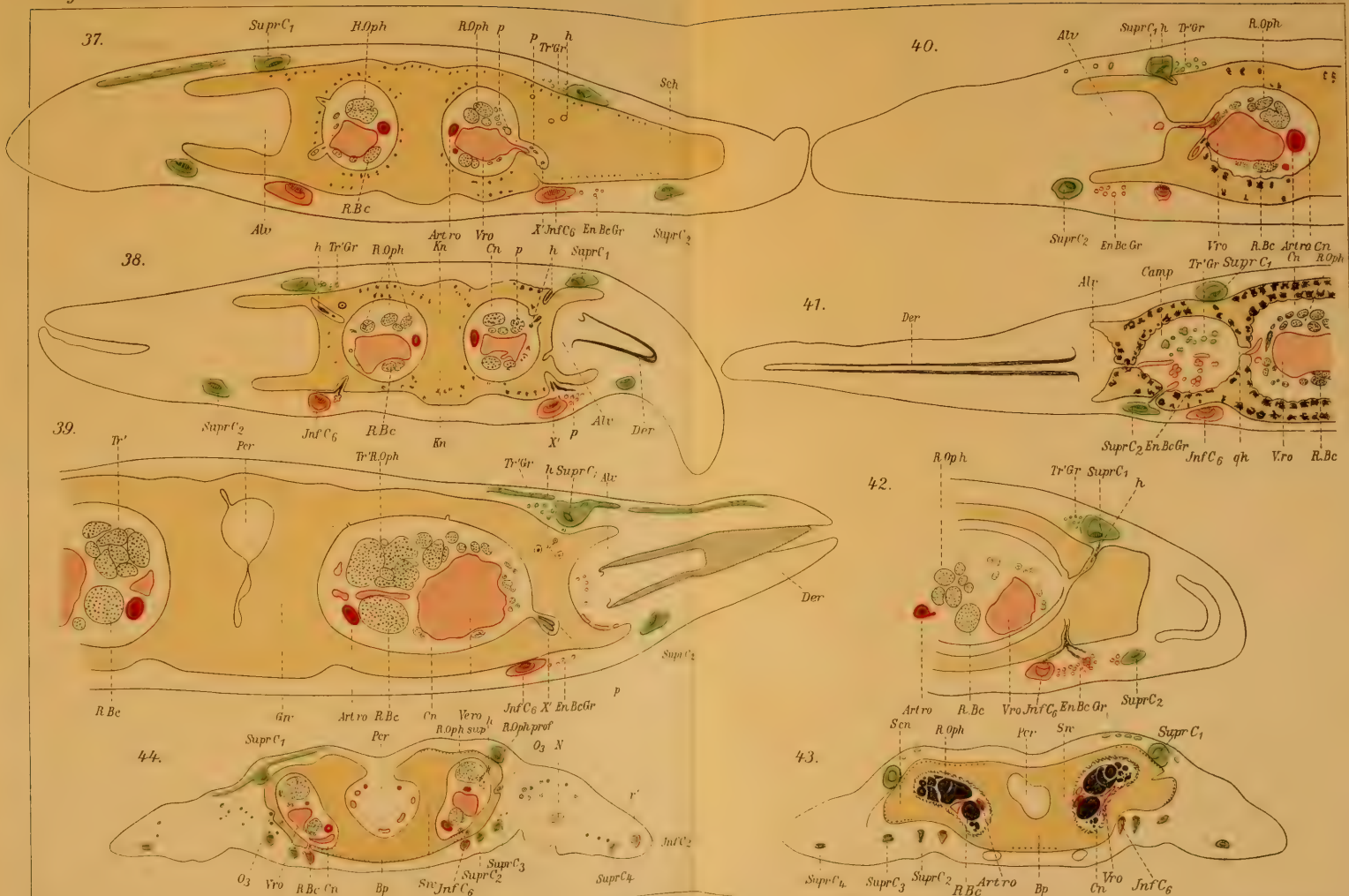










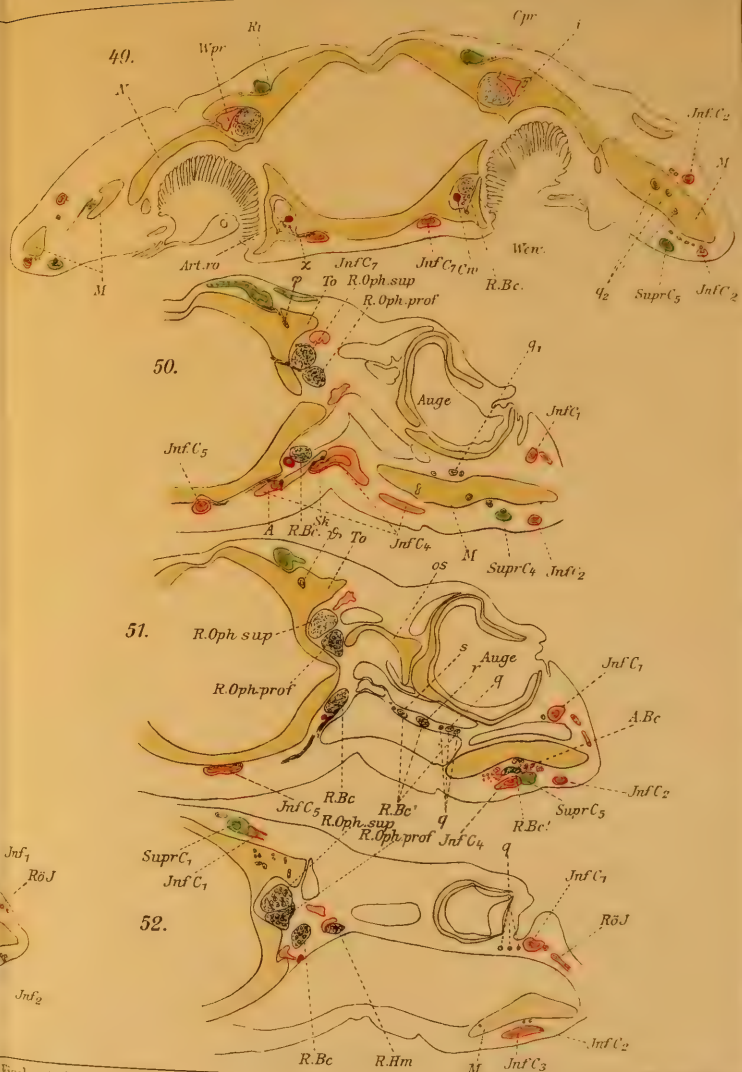




















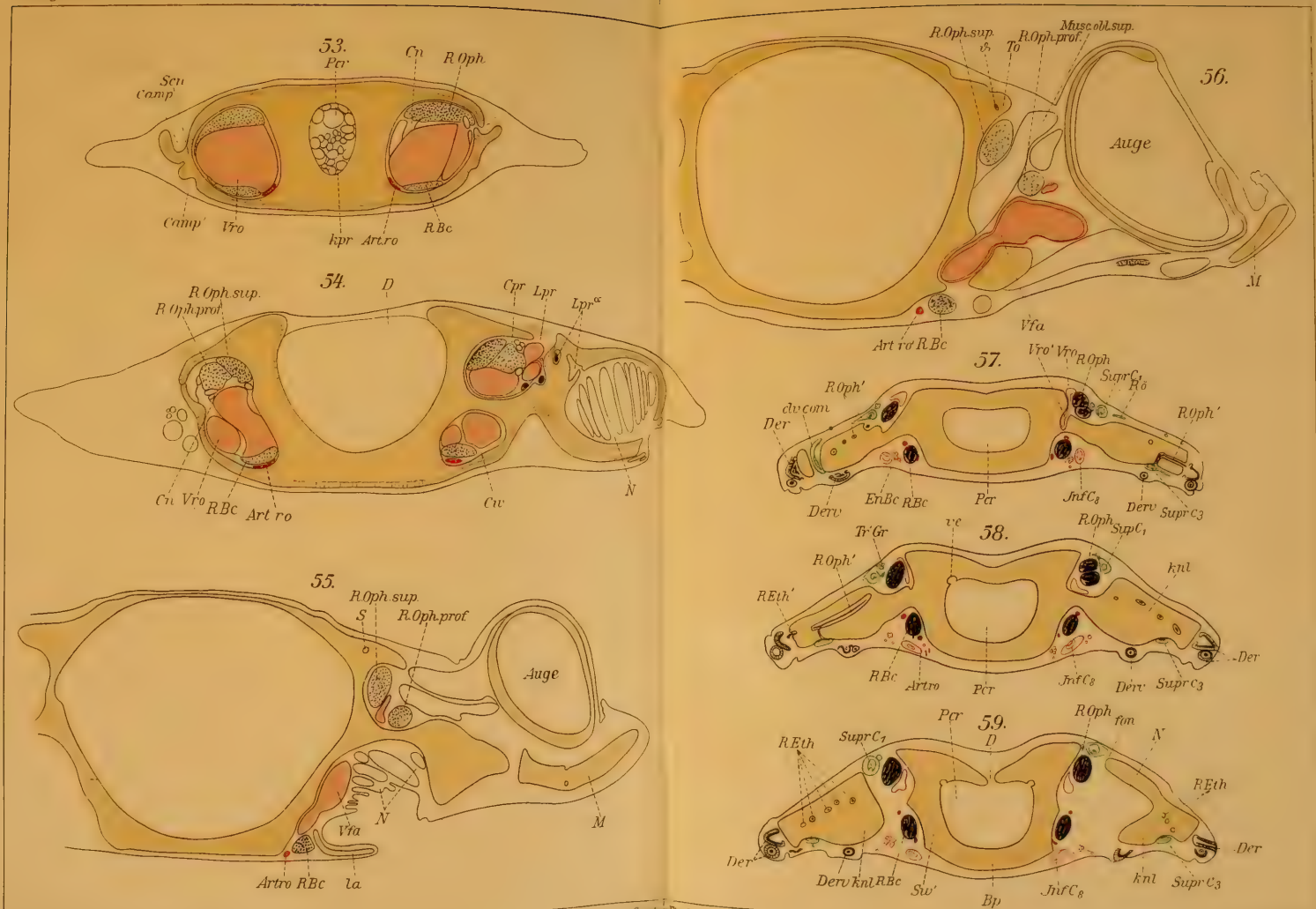












Fig. 60.



Fig. 61.

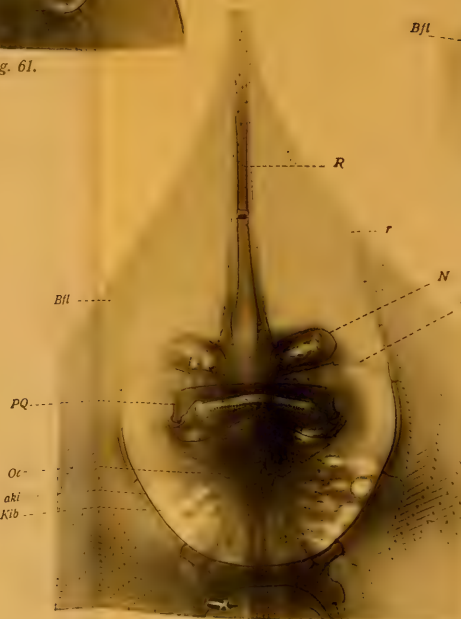


Fig. 63.



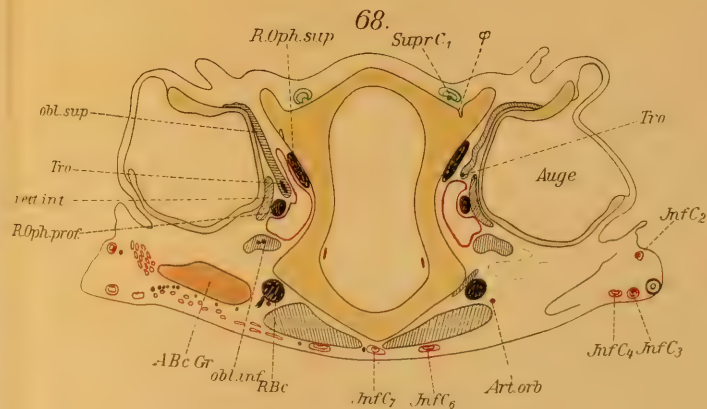
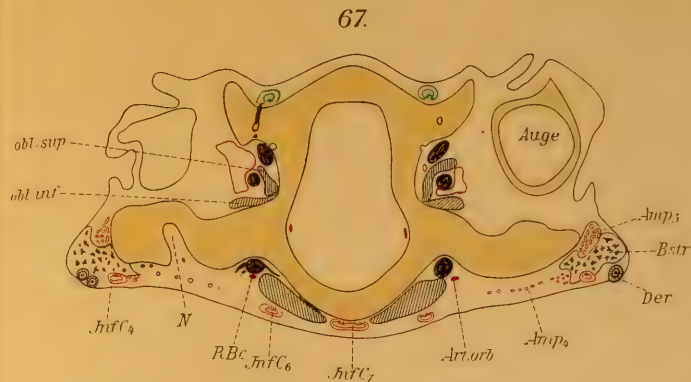
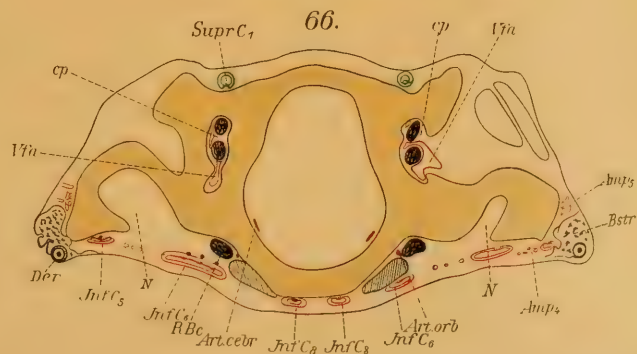
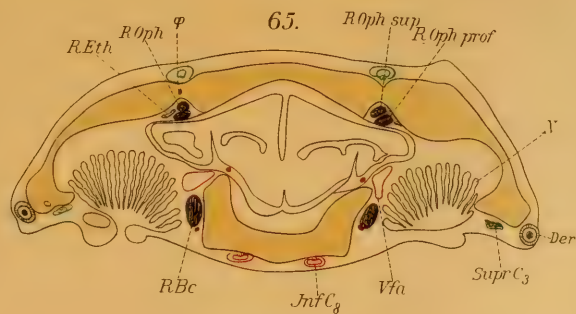
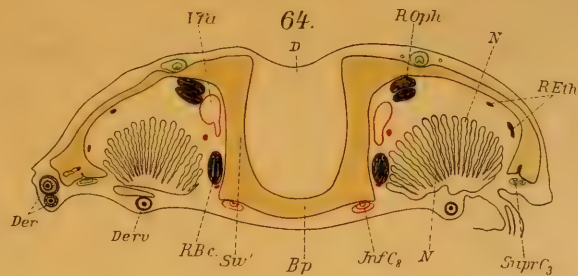
Fig. 62.









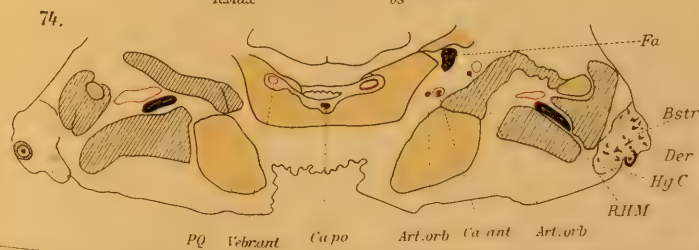
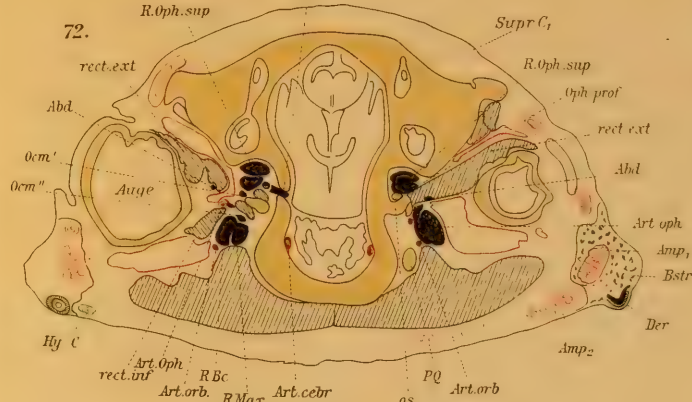
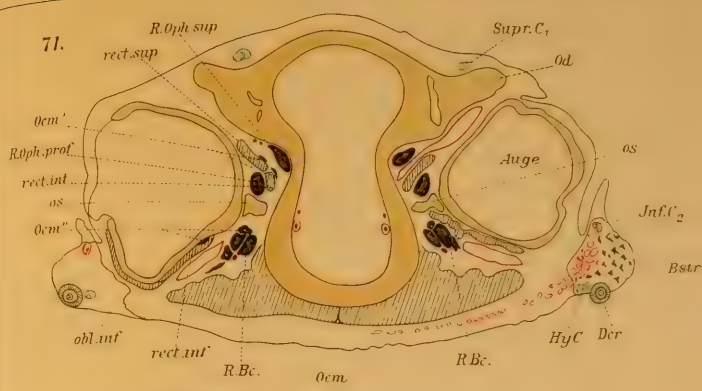
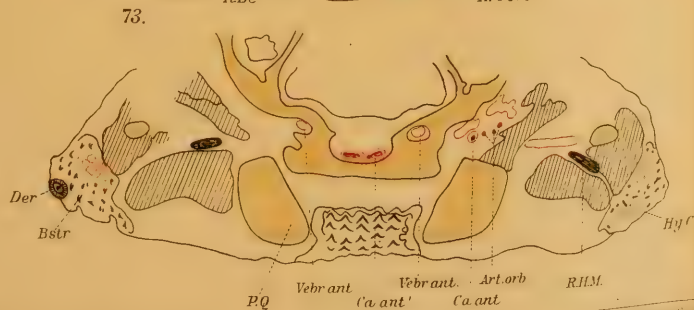
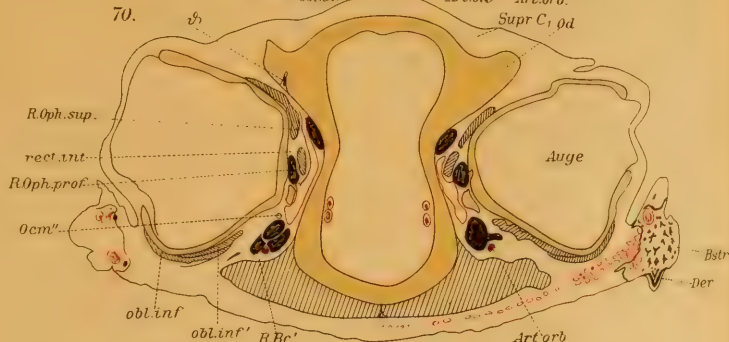
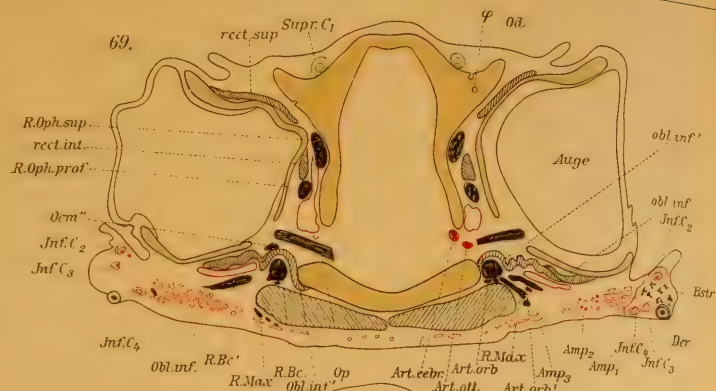




















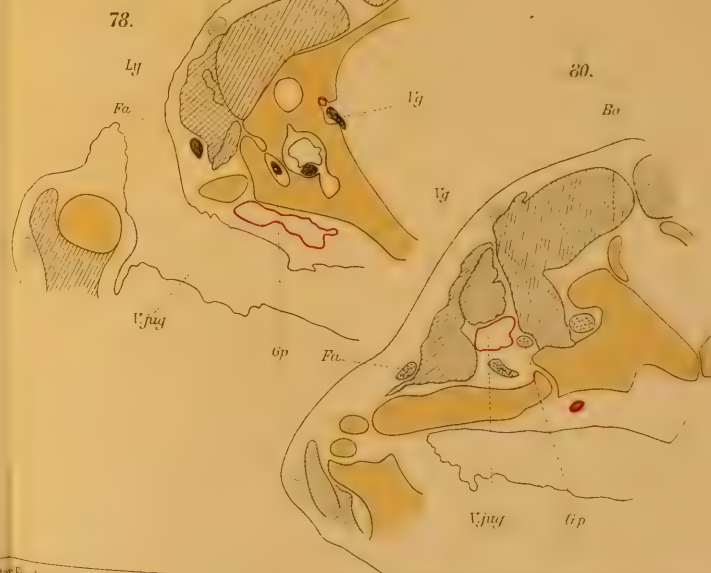
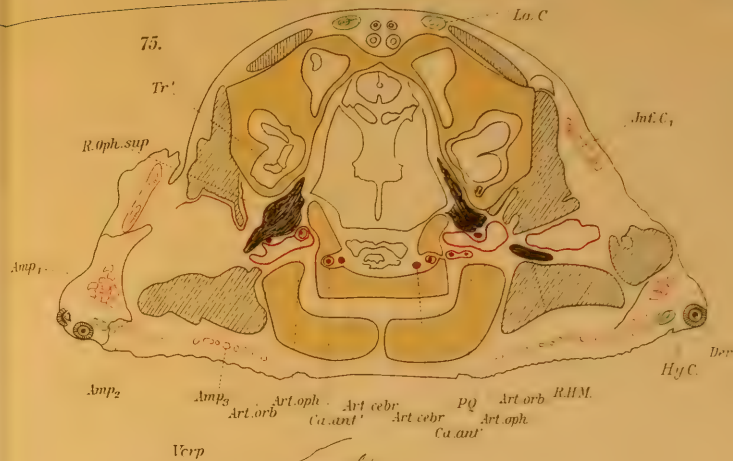
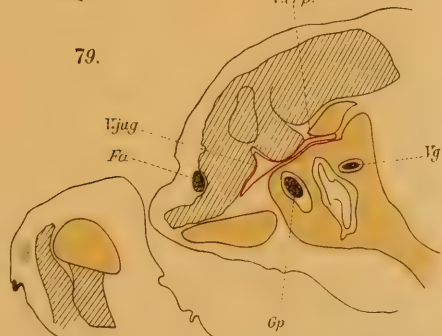
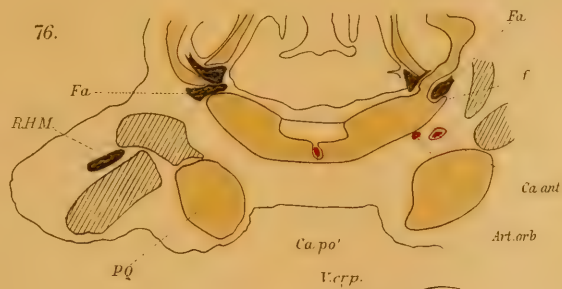
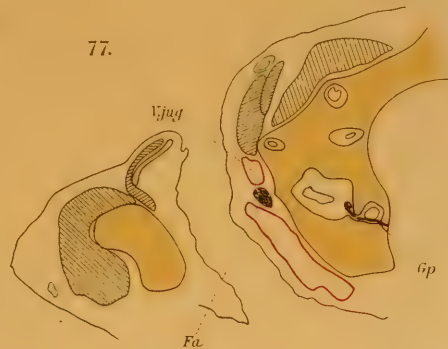










Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.

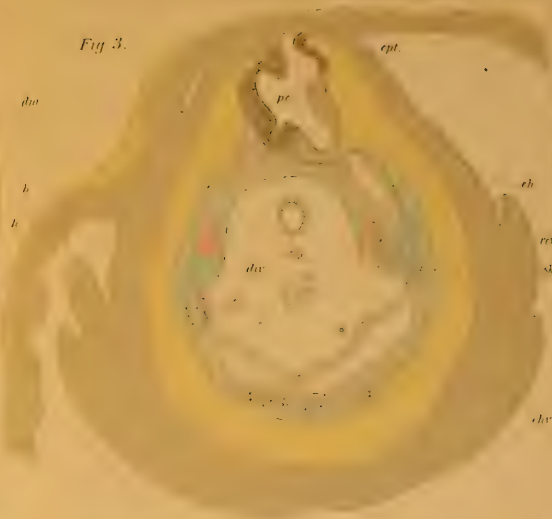


Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 6.

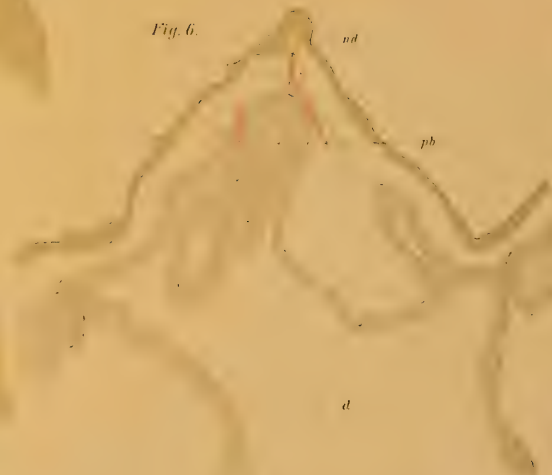










Fig 7

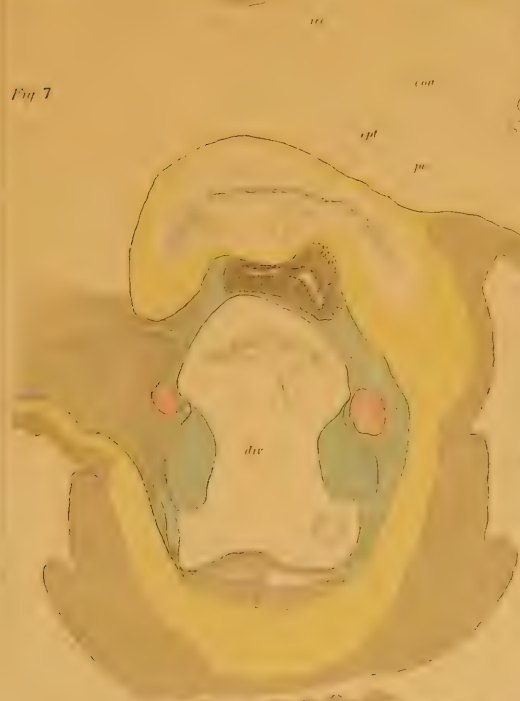


Fig 11



Fig 8



Fig 9

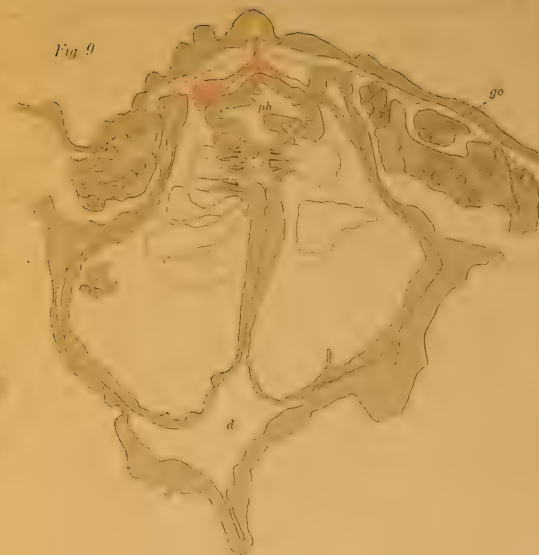


Fig 10



Fig 12

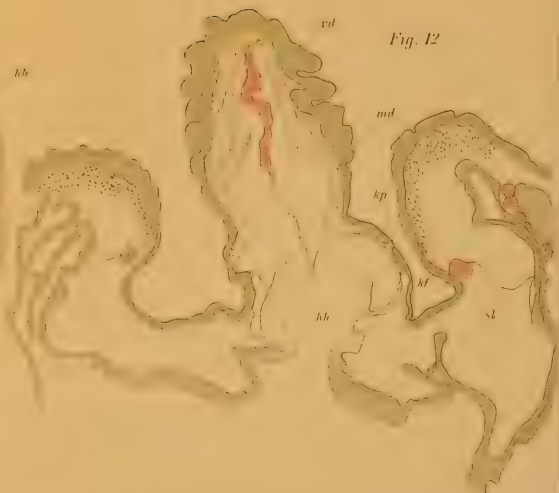










Fig. 13.

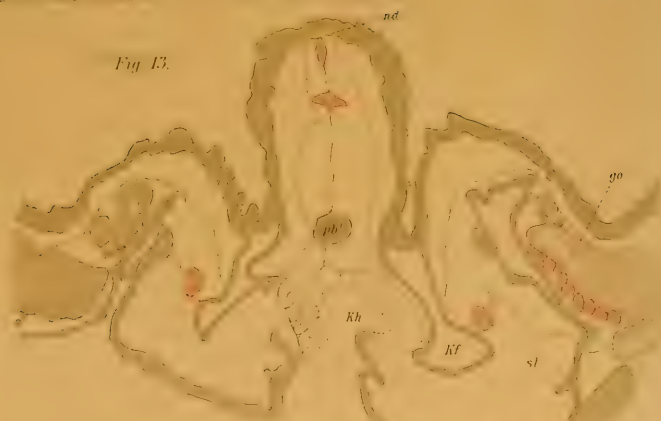


Fig. 15.

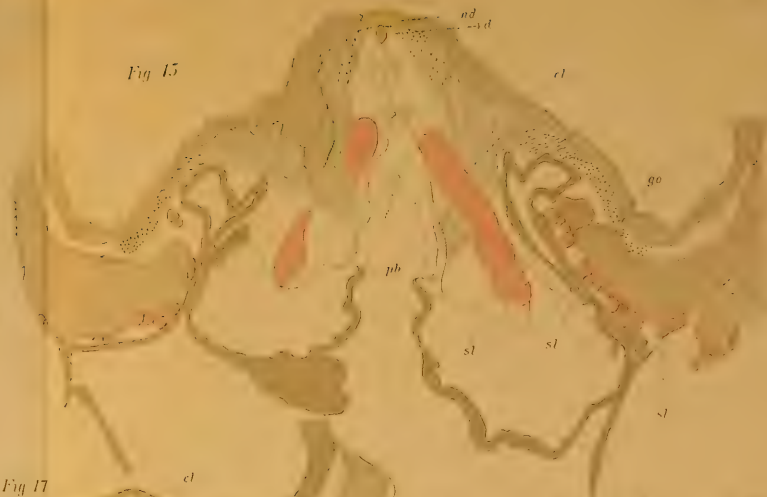


Fig. 17.

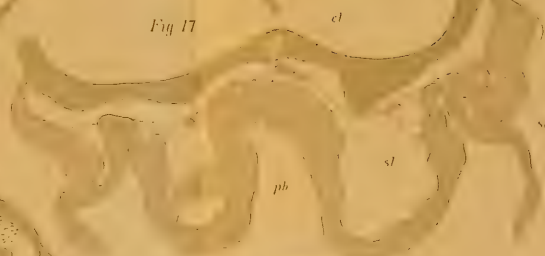


Fig. 14.



Fig. 18.



Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 16.











Fig. 22.

Fig. 23

Fig. 24

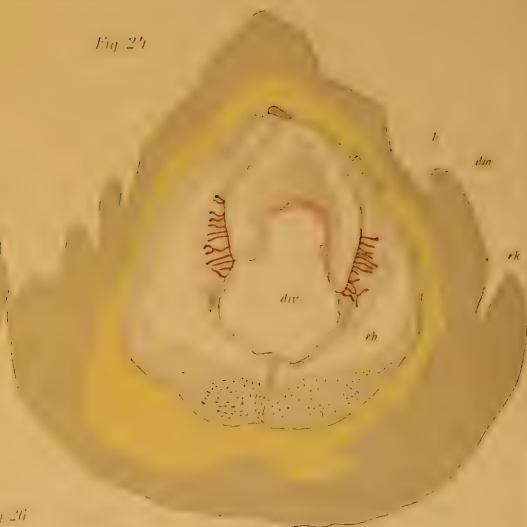
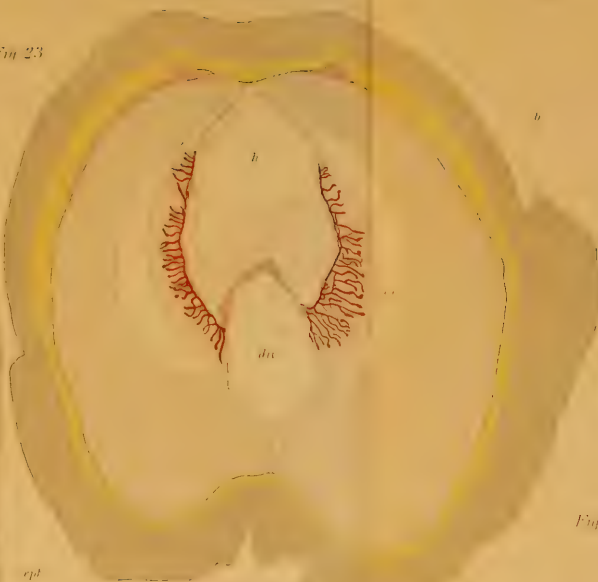
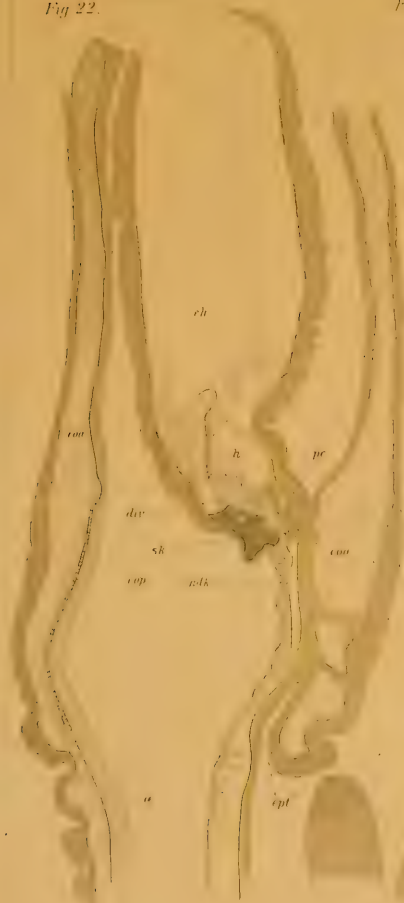
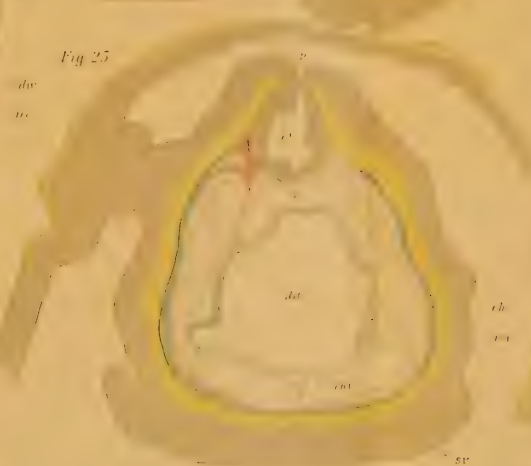


Fig. 26

Fig. 25











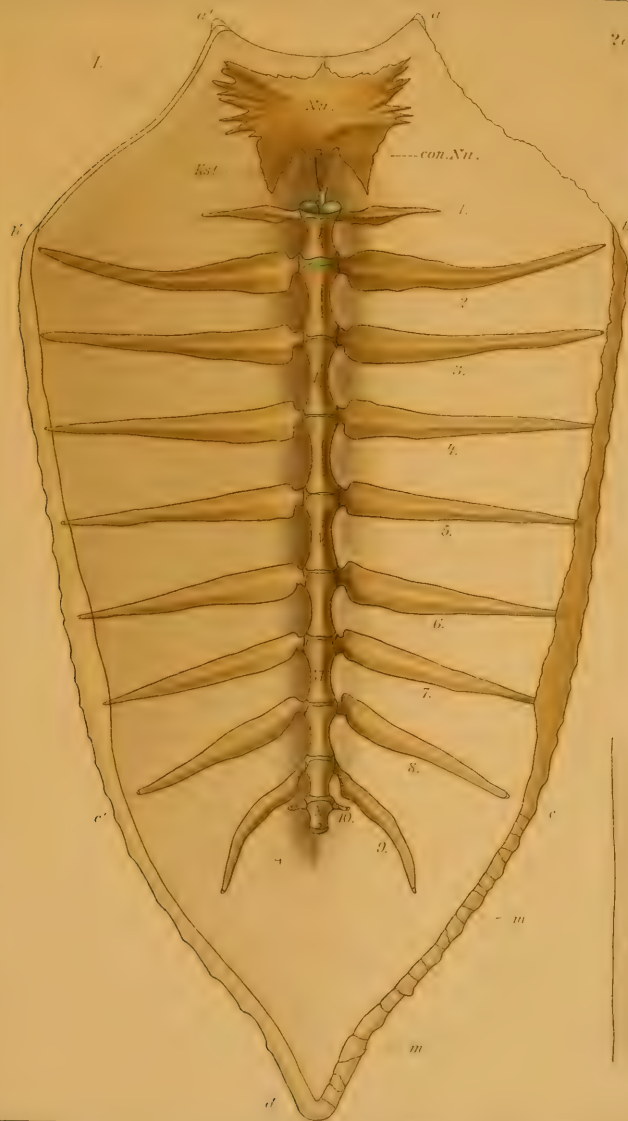








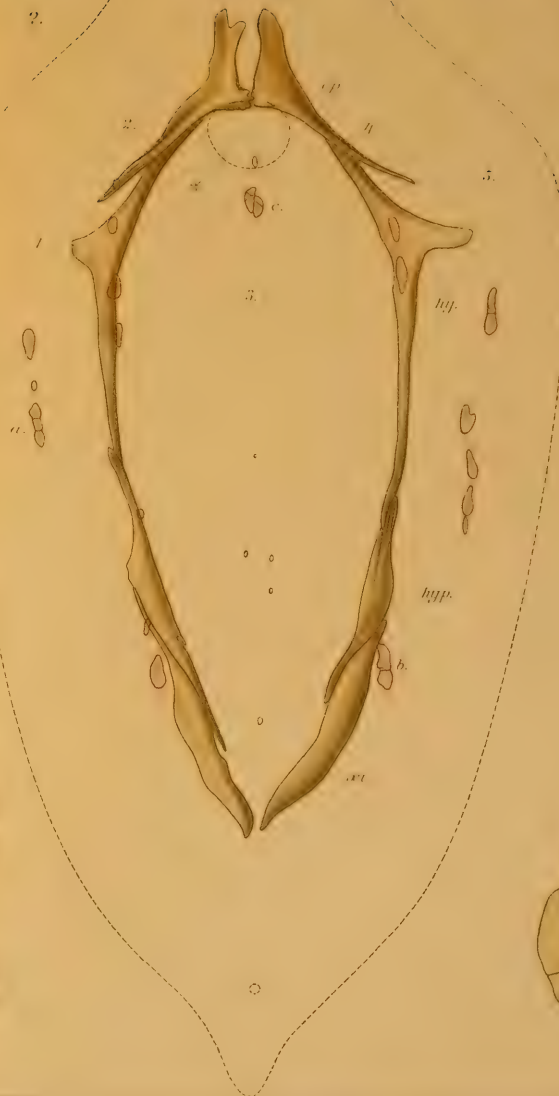




2a.



2.



2b.



2c.

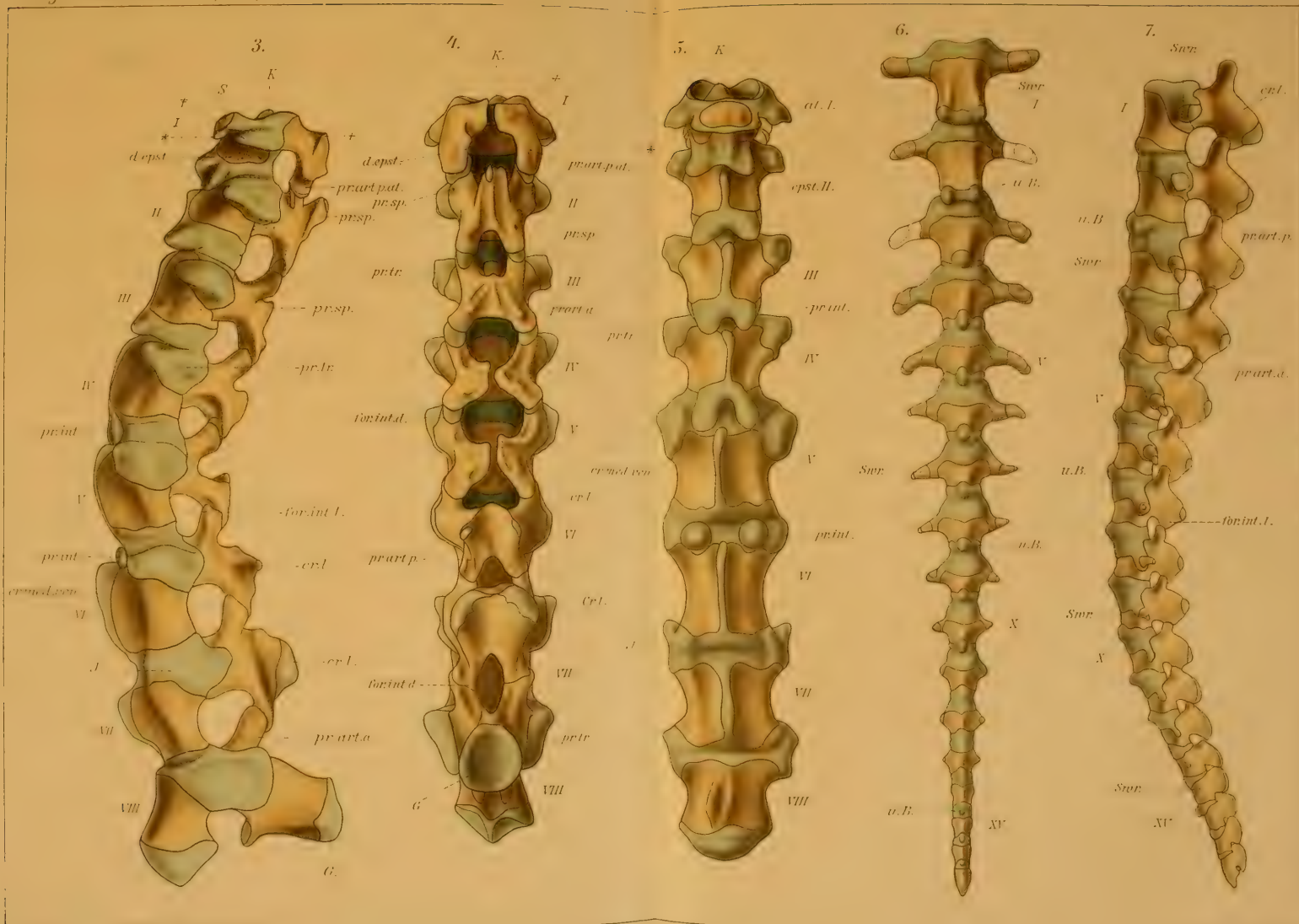




















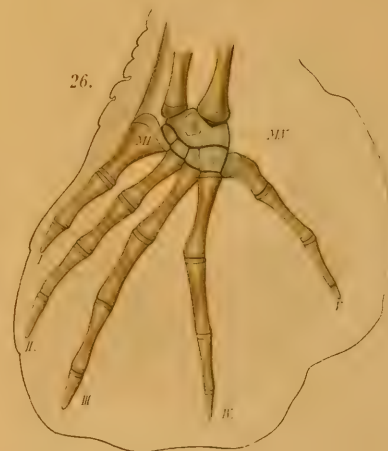
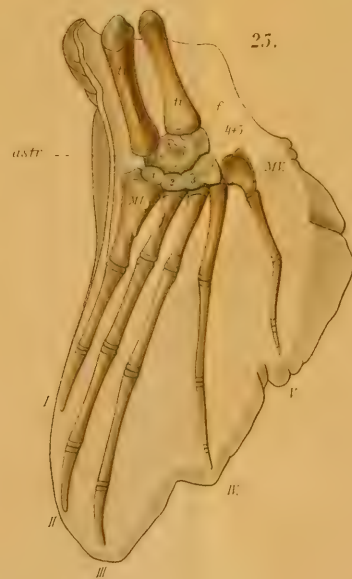
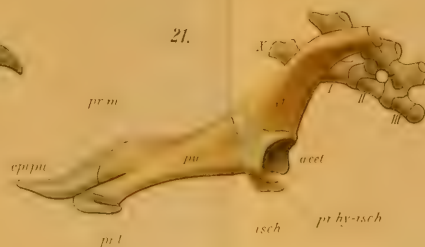
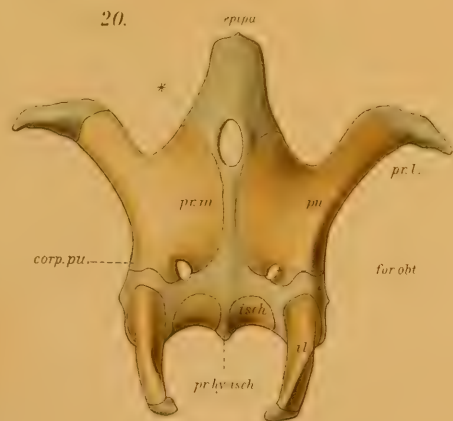
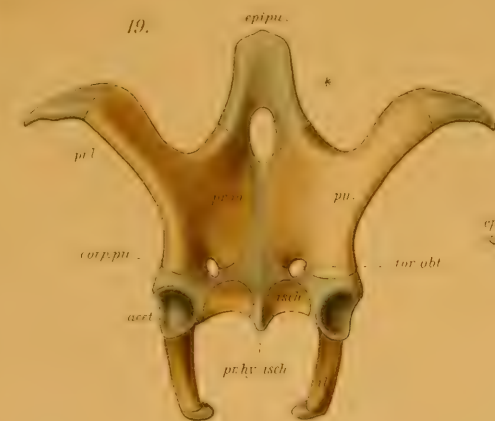




















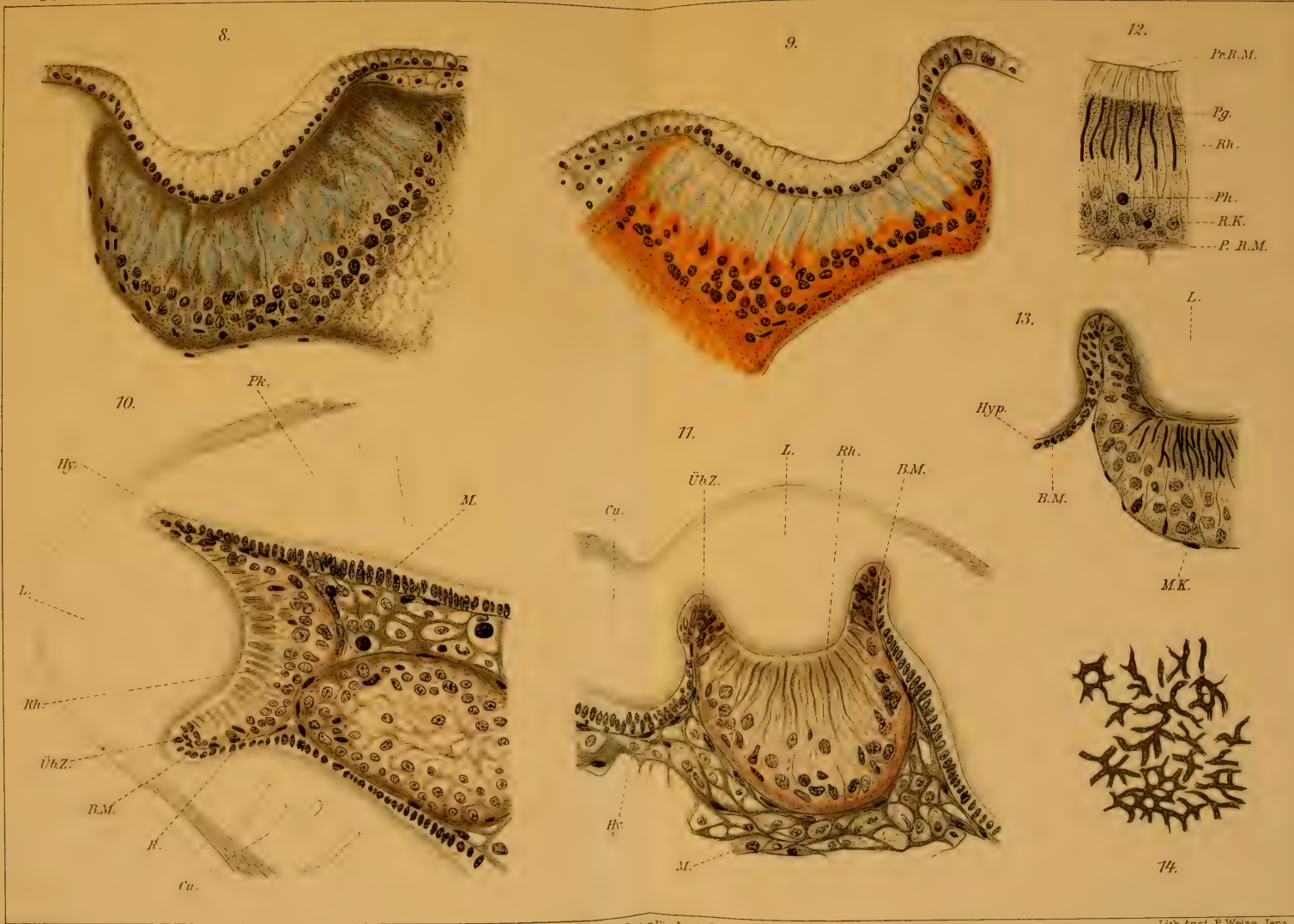










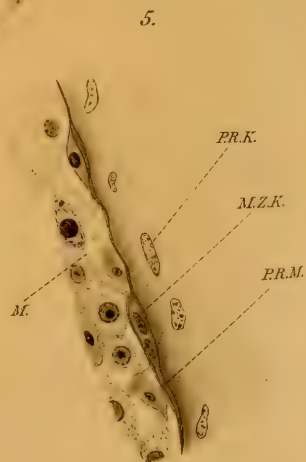
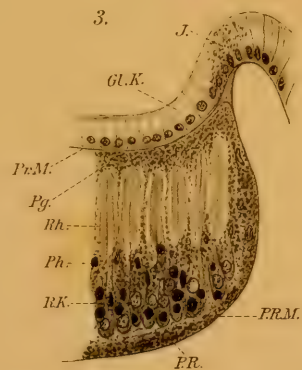
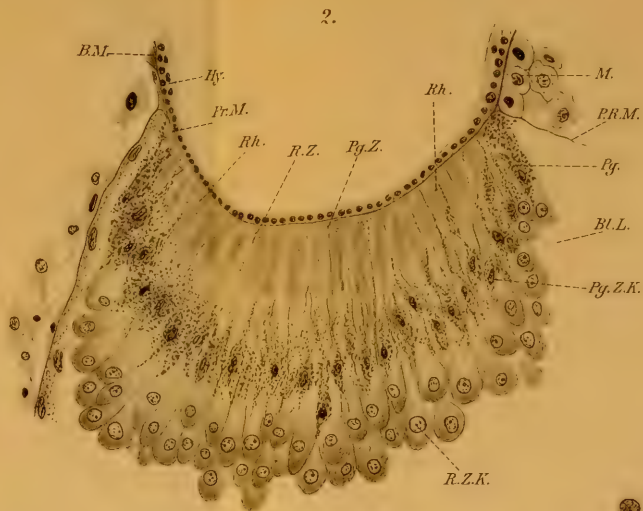




















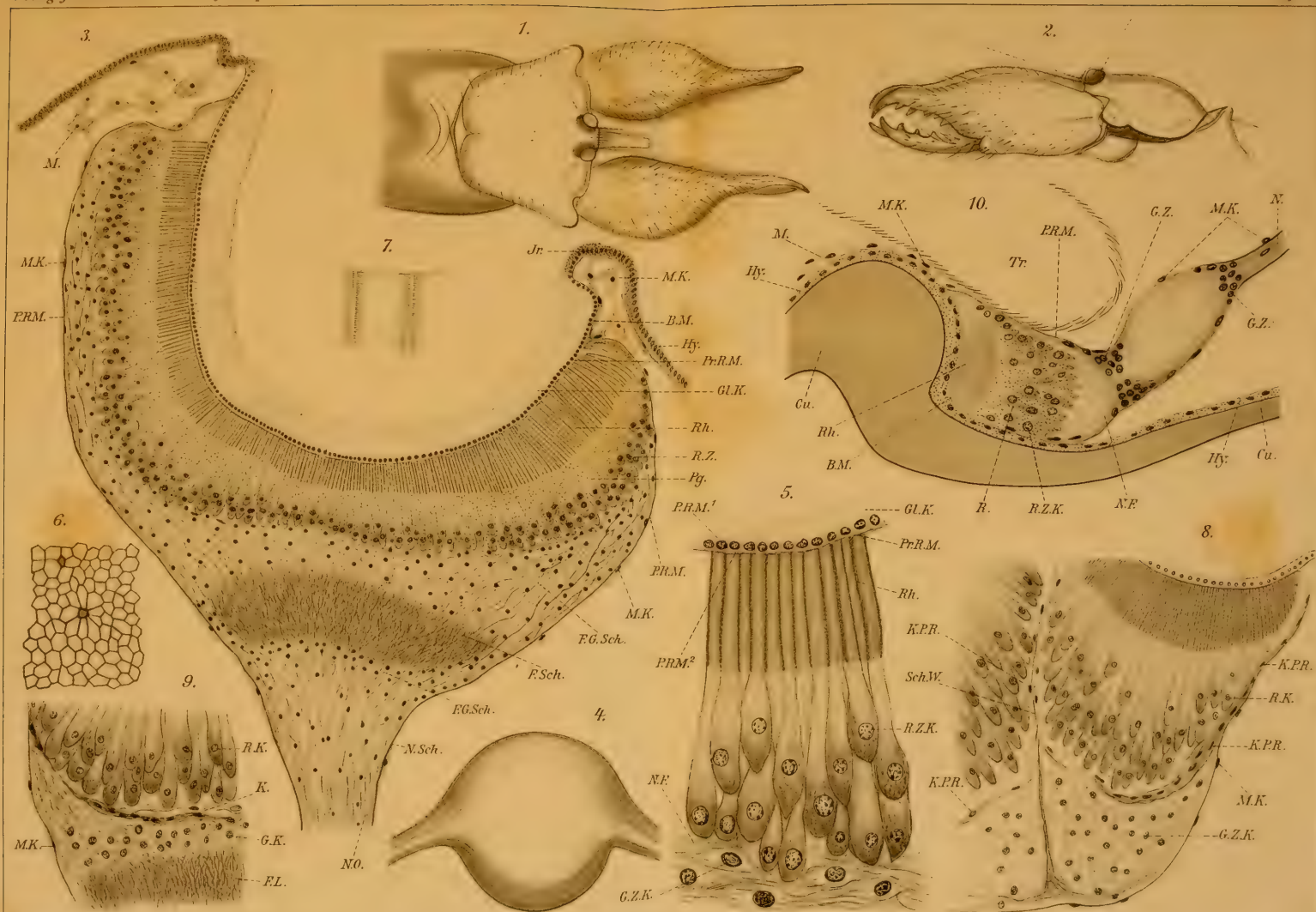






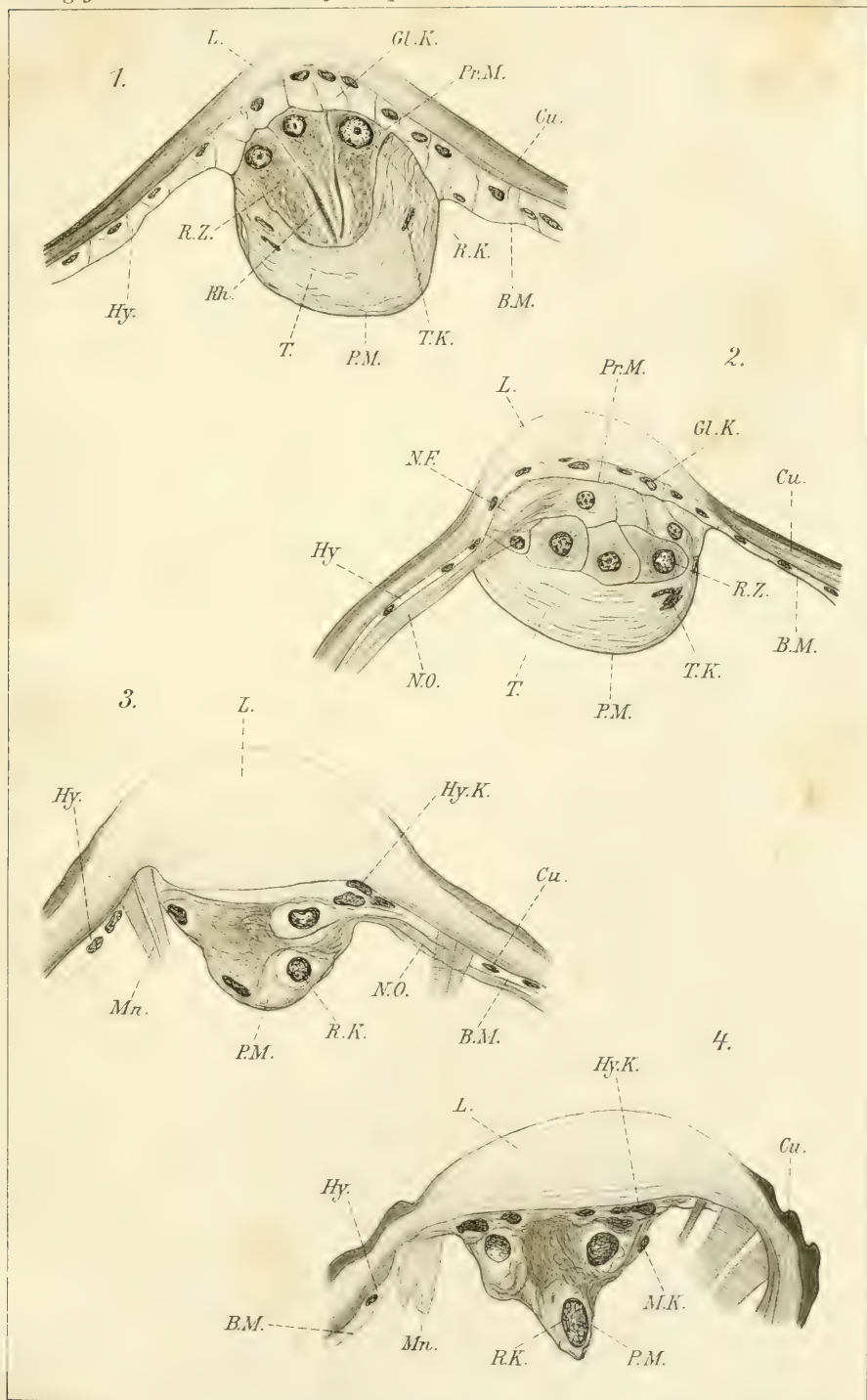


























MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04640

2041



